

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

CROISSANCE, PHYSIOLOGIE ET PHÉNOLOGIE DE SEMIS D'ÉPINETTES
NOIRES ET DE SAPINS BAUMIERS EN FORÊT BORÉALE, DANS UN
CONTEXTE DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES

PAR
ÉMILIE DUSSAULT-CHOUINARD
B. Sc. (BIOLOGIE)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

DÉCEMBRE 2019

RÉSUMÉ

Les changements climatiques annoncent l'arrivée de nouveaux phénomènes qui affecteront l'écosystème boréal. Pour 2050, on prévoit une hausse des températures annuelles moyennes d'environ 3°C et une augmentation de 50% des dépositions atmosphériques d'azote par rapport aux années 1990. Des études ont déjà été réalisées sur des épinettes noires matures afin de connaître les effets possibles des changements climatiques, à court et moyen termes. Les résultats obtenus jusqu'à maintenant sont mitigés. Ils ne présentent généralement aucun résultat significatif concernant les phases phénologiques du xylème, l'élargissement cellulaire, la production de parois ainsi que la production de cellules. Or, la sensibilité aux variations climatiques peut différer selon l'âge et l'espèce étudiée. L'objectif de l'étude était d'évaluer les effets d'un ajout de précipitations azotées et d'un réchauffement hâtif du sol sur la croissance, la physiologie et la phénologie de semis de deux espèces d'importance en forêt boréale à savoir l'épinette noire et le sapin baumier. Pour ce faire, deux traitements et leur combinaison, soit l'ajout d'azote inorganique et le chauffage du sol de 4°C ont été appliqués sur des semis de trois ans, durant deux saisons de croissance. L'étude a été réalisée à deux sites en forêt boréale : dans la réserve faunique des Laurentides près du lac Simoncouche (site chaud : SIM) et dans les Monts-Valin, près du lac Bernatchez (site froid : BER). Dans ces deux dispositifs de recherche, les traitements étaient appliqués depuis 9 ans. Le traitement azote apportait des apports en azote trois fois plus élevés que les précipitations normales à l'aide de gicleurs installés au-dessus de la canopée. Le traitement chauffage consistait à augmenter la température du sol de 4°C, à l'aide de câbles chauffants installés dans le sol. Les traitements ont été attribués aléatoirement à chaque parcelle, dans un dispositif où chaque traitement est répété trois fois. Dix semis d'épinettes noires et 10 de sapins baumiers ont ensuite été plantés dans chaque parcelle au printemps 2015 puis récoltés à l'automne 2016, après deux saisons de croissance. Les résultats ont démontré qu'une augmentation hâtive de la température du sol provoque un débourrement hâtif des bourgeons d'épinettes noires et de sapins baumiers dans le site d'étude où la température est la plus froide (BER). Une augmentation des biomasses racinaire et totale a été observée sur les épinettes noires ayant reçu le traitement de chauffage du sol à SIM, où les caractéristiques du sol permettent de plus grandes variations de température. Le traitement de chauffage du sol a aussi causé un accroissement de la biomasse racinaire sur les sapins baumier à SIM. Le traitement de chauffage du sol a causé une diminution du taux photosynthétique sur les sapins baumier de BER. Le traitement de chauffage du sol a causé une augmentation des concentrations de phosphore

et de potassium dans les épinettes noires de BER et SIM, respectivement. L'intégration des informations acquises durant cette étude permettra d'améliorer les modèles de prévisions de la productivité forestière dans un contexte de changements climatiques, notamment par rapport à l'anticipation du débourrement des bourgeons et au gain de biomasse produit par l'augmentation des températures du sol. Toutefois, des recherches plus approfondies et à plus long terme seront nécessaires. Cette étude montre que la sensibilité des semis aux variations climatiques peut être différente selon l'espèce étudiée et peut être liée aux conditions particulières d'un endroit. C'est-à-dire que dans les endroits où la température est plus froide, le réchauffement hâtif du sol pourrait permettre un débourrement phénologique plus hâtif. Aussi, la biomasse forestière pourrait s'accroître avec le réchauffement hâtif du sol dans les endroits les plus chauds, où les caractéristiques du sol le permettent.

REMERCIEMENTS

Je remercie mon directeur de recherche, Hubert Morin, pour ses judicieux conseils, le partage de ses grandes connaissances, son immense disponibilité malgré son emploi du temps bien rempli et surtout sa grande patience. Je remercie aussi mes deux co-directeurs Maxime Paré et Nelson Thiffault, pour leurs conseils et leurs dévouements. Merci également à Robert Bradley et Daniel Houle pour l'élaboration de ce projet.

Merci à tout le laboratoire d'écologie animale et végétale qui est d'un support inébranlable et particulièrement à Janie Lavoie, Miguel Montoro, Audrey Lemay, Marie-Josée Tremblay, Catherine Tremblay, Karolane Pitre et Alyson Gagnon pour leur aide sur le terrain et en laboratoire. Merci également à Danielle Laprise et François Gionest grâce à qui les parcelles d'études ont été mises en place et entretenues. Merci à la Direction de la recherche forestière (DRF) du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) et particulièrement à Évelyne Gaillard pour les analyses chimiques et la gestion des échantillons.

Je remercie ma famille pour m'avoir transmis une passion pour la biologie végétale. Merci aussi à mon compagnon de vie pour son soutien et sa patience.

Pour terminer, ce projet a été rendu possible grâce à la participation financière du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et du Fond de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT) en collaboration avec la DRF du MFFP. Un dernier merci à Mitacs pour le financement de mon stage.

AVANT-PROPOS

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un projet stratégique financé par le CRSNG. Ce projet rassemble plusieurs spécialistes du domaine forestier et vise à prédire la possibilité forestière dans un contexte de changements climatiques. En effet, les entreprises forestières se basent actuellement sur des prévisions tirées de modèles de simulation de croissance forestière dont les données proviennent généralement des rendements observés antérieurement. L'intégration des changements climatiques dans les modèles de prévisions de la productivité forestière permettra de faire des simulations plus précises.

Pour cette étude, des dispositifs déjà existants ont été utilisés. Ceux-ci permettaient de simuler certains aspects des changements climatiques *in situ*, soit l'augmentation de l'azote sous forme de précipitation et le réchauffement hâtif du sol. Différentes études avaient déjà été réalisées dans ces dispositifs et portaient majoritairement sur les arbres matures. L'intégration de semis à ces dispositifs a permis de répondre à l'un des objectifs du projet stratégique.

Le mémoire qui suit a été réalisé dans le cadre du programme de maîtrise en ressources renouvelables de l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC). De plus, les résultats obtenus dans cette étude permettront de mieux prédire les effets des changements climatiques sur la productivité de la forêt boréale.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS	iv
AVANT-PROPOS.....	v
TABLE DES FIGURES	viii
TABLE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	x
1 INTRODUCTION.....	1
1.1 Objectif.....	4
1.2 Hypothèses	5
2 MÉTHODOLOGIE	6
2.1 Localisation et description des dispositifs expérimentaux	6
2.2 Variables mesurées sur les semis	9
2.2.1 Gel	9
2.2.1 Phénologie	9
2.2.2 Photosynthèse.....	11
2.2.4 Croissance.....	13
2.2.5 Biomasses.....	13
2.2.6 Anatomie cellulaire	13
2.2.7 Analyses chimiques foliaires	14
2.3 Analyses statistiques.....	14
3 RÉSULTATS	16
3.1 Mortalité	16
3.2 Gel	16
3.3 Prédation.....	17
3.4 Phénologie	17
3.5 Photosynthèse	20
3.6 Hauteur et diamètre	24
3.6.1 Croissance annuelle en hauteur	24
3.6.2 Croissance latérale des SAB.....	26
3.6.3 Croissance en diamètre.....	26
3.7 Biomasses	28

3.8	Anatomie cellulaire	33
3.9	Analyses chimiques foliaires	36
4	DISCUSSION	41
4.1	Gel et mortalité	41
4.2	Phénologie	42
4.3	Photosynthèse	43
4.4	Croissance	44
4.5	Biomasses	45
4.6	Anatomie cellulaire	46
4.7	Analyses chimiques foliaires	47
4.9	Relation entre les variables étudiées.....	48
4.10	Limites de l'étude	48
5	CONCLUSION	51
	RÉFÉRENCES.....	53
	ANNEXE A : Localisation des sites d'étude.....	59
	ANNEXE B : Date de début et de fin du traitement H.....	60
	ANNEXE C : Date de début et de fin du traitement N.....	61
	ANNEXE D : Concentration des ions présents dans les pluies artificielles.....	62
	ANNEXE E : Températures journalières de l'air en 2015 et 2016	63
	ANNEXE F : Corrélation entre le taux photosynthétique et l'ouverture de la canopée.....	64
	ANNEXE G : Composition chimique des aiguilles des semis	65

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Exemple de l'évolution du couvert de neige sur une parcelle recevant le traitement H au printemps 2016.	7
Figure 2. Schéma représentant une parcelle et 4 sous-parcelles où ont été plantés les semis.	8
Figure 3. Relation entre le débourrement phénologique pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et le jour de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB.	20
Figure 4. Relation entre le taux photosynthétique (A_{max}) pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	23
Figure 5. Relation entre la hauteur totale (cm) des EPN pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM et b) BER. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	25
Figure 6. Relation entre la croissance en diamètre de chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	28
Figure 7. Biomasses aériennes, racinaires, totales et ratio de la biomasse souterraine : aérienne de chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) à la fin de l'année 2016. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	32
Figure 8. Aire du lumen et aire de la paroi cellulaire des cellules produites en 2015 et 2016 selon chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote), a) EPN, b) SAB, c) EPN et d) SAB. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	35
Figure 9. Concentration en éléments chimiques présente dans les semis pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) pour chaque site et chaque espèce. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.	40
Figure 10. Localisation des sites d'étude (SIM : 48°13'N, 71°15'W et BER : 48°515 N, 70°20' W).	59
Figure 11. Températures journalières de l'air en 2015 et 2016 à SIM a) et à BER b).	63
Figure 12. Corrélation entre le taux photosynthétique (A_{max}) et l'ouverture de la canopée à SIM a) et à BER b).	64

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1. Description des stades phénologiques des bourgeons foliaires de l'EPN et du SAB (modifié de Numainville et Desponts (2004)) et exemple visuel de chacun des stades.	10
Tableau 2. Pourcentage de semis affectés par le gel.	16
Tableau 3. Résultats statistiques du modèle utilisé pour comparer le développement phénologique entre les traitements et les jours.	18
Tableau 4. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la photosynthèse, entre les traitements, selon les espèces et les sites d'étude.	21
Tableau 5. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance en hauteur des EPN entre les traitements et les années, selon les espèces et les sites d'étude.	24
Tableau 6. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance latérale des SAB entre les traitements en 2016, selon les sites d'étude.	26
Tableau 7. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance radiale entre les traitements et les années, selon les espèces et les sites d'étude.	26
Tableau 8. Résultats statistiques des ANOVA utilisées pour comparer les biomasses entre les traitements, selon les espèces et les sites d'étude.	29
Tableau 9. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer l'aire du lumen (μm^2) et l'aire de la paroi cellulaire (μm^2) des cellules, entre les traitements et selon les espèces, à SIM seulement.	33
Tableau 10. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la concentration des éléments chimiques dans les aiguilles des semis entre les traitements, selon les espèces et les sites à l'étude.	37
Tableau 11. Date de début et de fin (DOY) du traitement H pour chaque année, depuis la plantation des semis sur le dispositif. Le nombre de jours totaux où le traitement chauffage (H) a été appliqué sont entre parenthèses.	60
Tableau 12. Date de début et de fin (DOY) du traitement N pour chaque année, depuis l'installation du dispositif. Le nombre de jours où le traitement a été appliqué est entre parenthèses.	61
Tableau 13. Concentration des ions présents dans la pluie artificielle (témoin) et le traitement N.	62
Tableau 14. Composition chimique des aiguilles des semis pour chaque traitement, selon les espèces et les sites d'étude.	65

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Al	Aluminium
ANOVA	Analyse de la variance
BER	Bernatchez
Ca	Calcium
CRSNG	Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
DOY	Jour julien (<i>day of year</i>)
EPN	Épinette noire
Fe	Fer
FRQNT	Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies
g	Gramme
K	Potassium
kg	Kilogramme
Mg	Magnésium
mL	Millilitre
mm	Millimètre
Mn	Molybdène
N	Azote
P	Phosphore
SAB	Sapin baumier
SIM	Simoncouche
T°	Température
Traitement H	Traitement de chauffage du sol
Traitement N	Traitement de pluie azotée
Zn	Zinc

1 INTRODUCTION

Les changements climatiques annoncent l'arrivée de nouveaux phénomènes qui affecteront l'écosystème boréal. Les conséquences risquent d'affecter entre autres l'établissement, la survie et la reproduction des peuplements (Loik *et al.* 2004). Durant les deux dernières décennies, la saison de croissance a été allongée de 6,7 jours/décennie en Amérique du Nord et ce, principalement à cause des printemps plus hâtifs (Zhou *et al.* 2001). D'ici 2050, on prévoit une hausse des températures annuelles canadiennes moyennes d'environ 3°C par rapport aux années 1990 (Plummer *et al.* 2006). Ceci pourrait permettre à la saison de croissance nord-américaine de s'allonger davantage. Pour la période 1950-2010, une augmentation de la durée de la xylogenèse (formation du bois) a d'ailleurs déjà été constatée (Lugo *et al.* 2012).

La croissance des plantes en forêt boréale est généralement limitée par les basses températures et la disponibilité de l'azote (Reich *et al.* 2006). Toutefois, la température est considérée comme étant le facteur le plus limitant (Körner 2003). L'activité cambiale et la différenciation cellulaire chez les arbres de la forêt boréale sont d'ailleurs déterminées par la température en hautes altitude et latitude (Rossi *et al.* 2007). L'azote est aussi un élément minéral essentiel et important pour la croissance et la photosynthèse des plantes (Vitousek et Howarth 1991; Lupi *et al.* 2013). L'assimilation des éléments nutritifs par les plantes nécessite préalablement un processus de transformation de la matière organique de la forme organique à la forme inorganique, un processus effectué par les micro-organismes du sol. Le taux de décomposition de la matière organique est considéré comme étant faible en forêt boréale puisque les températures y sont basses et que la qualité chimique de la litière la rend relativement récalcitrante à la décomposition (Read *et al.* 2004). Ceci fait en sorte qu'il est difficile pour les plantes d'avoir accès à l'azote sous sa forme assimilable (NO_3^- , NH_4^+). Les augmentations de température prévues par les modèles climatiques

pourraient augmenter la minéralisation de l'azote (Rustad *et al.* 2001). Il importe donc d'étudier la réponse des arbres de la forêt boréale, en fonction des changements prévus.

Plusieurs études ont déjà été réalisées afin de mieux connaître les effets possibles des changements climatiques sur la croissance des arbres, à court et moyen termes (Sager et Hutchinson 2005; Zhang et Dang 2005; Zhao et Liu 2008; Jyske *et al.* 2012; Lupi *et al.* 2012; D'Orangeville *et al.* 2013; Dao *et al.* 2015; De Barba *et al.* 2015; Girardin *et al.* 2016; Duan et Chang 2017; Gruber *et al.* 2018). Parmi celles-ci, l'étude de Lupi *et al.* (2012) consistait à évaluer les effets d'un traitement de chauffage du sol ainsi que d'un ajout de précipitations contenant de l'azote inorganique au-dessus de la canopée sur des épinettes noires (EPN) matures. Au niveau de la phénologie, la xylogénèse a été déclenchée de façon plus hâtive grâce au chauffage du sol et l'interaction avec le traitement azote a permis d'en allonger sa durée. L'expérience a permis de conclure qu'un printemps plus chaud et plus hâtif permettrait une réactivation cambiale hâtive et un délai dans la maturation cellulaire en automne, ce qui engendrerait la production d'une plus grande biomasse (Lupi *et al.* 2010). La seule différence observée dans l'anatomie du xylème fut l'augmentation de l'épaisseur de la paroi cellulaire dans le bois initial chez les arbres où le sol était chauffé. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'allongement de la période de croissance permettrait aux matériaux de structure de se déposer plus longtemps sur les parois cellulaires, de façon à en augmenter l'épaisseur (Wodzicki 1971). Toutefois, après la sixième année, les traitements n'avaient produit aucun effet majeur relatif à la phénologie du xylème et à la production cellulaire (Dao *et al.* 2015). En tenant compte de ces résultats, les effets des changements climatiques à court et moyen termes sur des EPN matures semblent donc mitigés. Cependant, certains auteurs ont remarqué que la sensibilité aux variations climatiques pouvait varier en fonction de l'âge de l'arbre (Vieira *et al.* 2008; Rozas *et al.* 2009). Certaines études proposant des traitements de chauffage du sol et d'amélioration de la disponibilité de l'azote ont déjà démontré des effets positifs sur la croissance de semis de conifères (Pumpanen *et al.* 2012; Karst et Landhäusser 2013; Granhus *et al.* 2016)

Généralement, les activités physiologiques des arbres sont influencées par la température. En effet, l'activité racinaire et l'absorption d'eau des semis sont inhibées à des températures du sol inférieures à 6°C (Alvarez-Uria et Körner 2007). Il en est de même pour l'EPN mature, chez qui la réactivation cambiale est dépendante de la température au printemps (Lupi *et al.* 2012). D'un autre côté, la fonte précoce de la neige au printemps pourrait apporter des effets négatifs reliés à la survie et la croissance des semis. En effet, la disparition plus hâtive du couvert de neige rend les plantes plus vulnérables aux gels printaniers et peut affecter, par le fait même, le système racinaire superficiel des jeunes semis (Martz *et al.* 2016). Néanmoins, l'augmentation de la température du sol permet d'augmenter le taux photosynthétique de l'EPN mature (Cleve *et al.* 1990).

Chez le sapin baumier (SAB) mature, le taux de production cellulaire est fortement régulé par les températures minimales de l'air et du sol, spécifiquement pour la période de production du bois initial, soit de la fin mai à la mi-juillet (Deslauriers et Morin 2004). Également, l'accumulation de biomasse d'une plante est habituellement reliée à l'augmentation de température. Une augmentation de la biomasse de la tige suggère aussi une augmentation de la biomasse des fibres contenues dans les parois cellulaires, ce qui se traduit par une augmentation de la densité du bois (Thomas *et al.* 2007). La température peut faire varier la largeur des parois cellulaires par rapport à l'aire du lumen de cellules de semis et d'arbres matures (Thomas *et al.* 2007). Lugo *et al.* (2012) ont démontré que la période de xylogénèse a considérablement augmenté depuis 1950 (1,5 jours/décennie). En climats boréaux, ce dernier résultat est occasionné par l'augmentation des températures qui allonge substantiellement la période d'activité cambiale. L'activité cambiale pourrait donc modifier la dynamique et augmenter la biomasse de ces écosystèmes dans le futur.

Au niveau de la phénologie, une augmentation des températures du sol peut permettre de hâter le phénomène de débourrement des bourgeons démontrant ainsi une possible interaction entre l'activité racinaire et le débourrement des bourgeons au printemps chez des arbres matures (De Barba *et al.* 2015). En effet, grâce à la chaleur fournie aux racines, la réactivation du système permettrait le transport de nutriments, de

sucres et d'hormones vers les organes supérieurs (De Barba *et al.* 2015). Parmi eux, on peut compter les cytokinines, qui sont produites dans les racines et qui stimulent le débourrement des bourgeons végétatifs (Sachs et Thimann 1967). Dans une étude menée sur des semis d'EPN, le chauffage du sol et/ou de l'air ont produit un débourrement hâtif des bourgeons d'environ 10 jours, à partir de la deuxième année de traitement (Bronson *et al.* 2009). Ceci démontre que l'augmentation de la température du sol peut avoir une influence sur le débourrement des bourgeons de semis et d'arbres matures, mais que cet effet est accentué lorsque la température de l'air est également plus élevée.

L'augmentation de la concentration d'azote dans un semis peut résulter en une diminution du développement des systèmes racinaires (Margolis et Brand 1990). La fertilisation aurait aussi pour effet de réduire l'épaisseur des parois cellulaires et d'augmenter l'aire du lumen, ceci causerait alors une diminution de la densité du bois chez les épinettes matures (Kostiainen *et al.* 2004). Phénologiquement, l'enrichissement en azote pourrait limiter la production de cytokinines au profit d'acide abscissique (Omarov *et al.* 1999) et ainsi créer un délai dans le débourrement des bourgeons d'arbres matures (De Barba *et al.* 2015). Il y a toutefois un manque de connaissances des effets des changements climatiques sur les espèces de la forêt boréale au stade semis.

1.1 Objectif

Pour mieux prédire la productivité forestière, il est essentiel de comprendre les effets des changements climatiques sur la croissance des semis des espèces dominantes de la forêt boréale. L'objectif de l'étude est donc d'évaluer l'effet d'un ajout de précipitations azotées et d'un réchauffement hâtif du sol sur la croissance, la physiologie et la phénologie des semis de deux espèces d'importance en forêt boréale soit l'épinette noire (EPN) et le sapin baumier (SAB). Pour ce faire, deux traitements, soit l'ajout d'azote inorganique avec une concentration trois fois plus élevée que la normale (traitement N) et le chauffage du sol de 4°C (traitement H) ont été appliqués sur des semis âgés de trois ans, puis suivi durant deux

saisons de croissance. L'expérience a été réalisée dans deux dispositifs dans lesquels les traitements N et H étaient appliqués depuis neuf ans.

1.2 Hypothèses

Les hypothèses sont que (1) le traitement de chauffage du sol [traitement H (*heated*)] produira un débourrement plus hâtif des bourgeons et à l'inverse le traitement azoté (traitement N (azote)) un délai; (2) les traitements N et H produiront une augmentation du taux photosynthétique ; (3) les biomasses totales et aériennes augmenteront suite aux traitements H et N, mais la biomasse racinaire diminuera avec le traitement N et finalement; (4) d'une part, le traitement H produira un épaississement des cellules du xylème et une réduction de l'aire du lumen et d'autre part, le traitement N produira un amincissement des parois et une expansion de l'aire du lumen.

2 MÉTHODOLOGIE

2.1 Localisation et description des dispositifs expérimentaux

L'étude prenait place dans la Forêt d'enseignement et de recherche Simoncouche (48°13'N, 71°15'W) (SIM) dans la réserve faunique des Laurentides ainsi que dans les Monts-Valin, près du lac Bernatchez (48°51'N, 70°20'W) (BER) (ANNEXE A). Les deux sites s'inscrivent dans la zone de la forêt boréale, dans le domaine de la sapinière à bouleau jaune et dans des peuplements d'EPN matures. Les températures annuelles moyennes sont de 1.9 et 0.2°C à SIM et BER, respectivement (Rossi *et al.* 2011).

Les deux dispositifs ont été implantés en 2007. L'objectif était alors d'y étudier les effets du réchauffement du sol et des dépôts d'azote atmosphérique sur les EPN matures. Pour chaque site, une section de 60 X 60 m a été délimitée dans une zone homogène (forêt équienne d'EPN) et divisée en 12 parcelles de 12 X 12 m chacune. Dans chaque parcelle, un arbre représentatif de la taille et de l'état de santé du peuplement y a été choisi (Lupi *et al.* 2012). Les traitements ont été appliqués autour de cet arbre.

Durant neuf (9) années consécutives, soit de 2008 à 2016, deux (2) traitements ont été appliqués sur les dispositifs. Les traitements H et NH consistaient à augmenter la température du sol de 4°C par rapport à la normale, à l'aide de câbles chauffants installés dans le sol entre les couches organiques et minérales, dans l'horizon fibrique (F), où la majorité des racines de l'EPN sont installées (Ruess *et al.* 2003). Les câbles étaient placés en spirale dans un rayon d'environ deux mètres autour de l'arbre sélectionné avec un espacement de 30 cm entre chaque rangée de câbles (Figure 1). Le sol était chauffé à partir de la première semaine d'avril et pour une période d'environ 100 jours (ANNEXE B), ce qui correspondait à la période de production cellulaire des arbres (Thibeault-Martel *et al.* 2008). Des câbles non-chauffants (pas raccordés à la source de courant) ont été placés de la même façon, autour des arbres pour les traitements non-chauffés. Les traitements N et NH apportaient une dose d'azote trois fois plus élevée que les précipitations normales

(ANNEXE C). Deux millimètres de précipitation étaient appliqués, de façon hebdomadaire, de juin à septembre, à l'aide de gicleurs installés au-dessus de la canopée. Les parcelles qui ne recevaient pas le traitement N étaient arrosées avec une solution dont la composition correspondait à la pluie normale (ANNEXE D). Les précipitations reçues couvraient une superficie de trois mètres de rayon autour de l'arbre sélectionné. Pour des raisons techniques (bris), les témoins et les traitements N n'ont pas été réalisés au site BER pour les années 2015 et 2016. Les traitements ont été attribués aléatoirement à chaque parcelle expérimentale. Il s'agissait donc d'un dispositif factoriel à deux facteurs de deux niveaux et à trois répétitions.

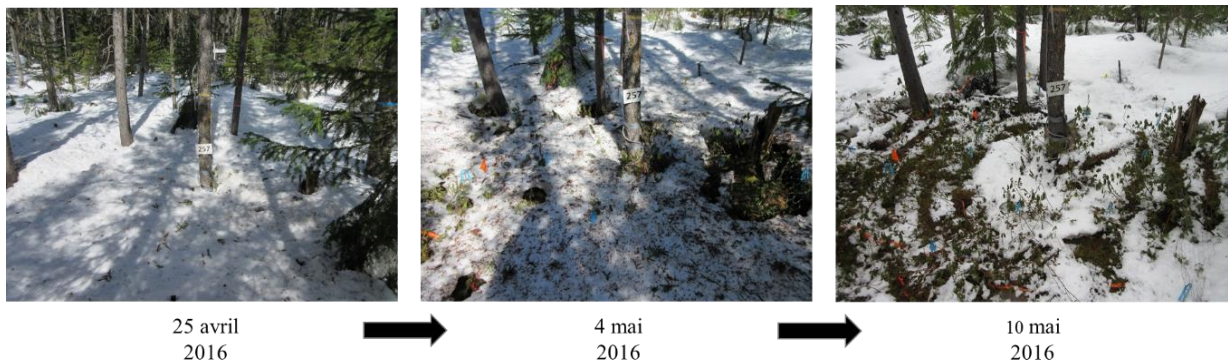


Figure 1. Exemple de l'évolution du couvert de neige sur une parcelle recevant le traitement H au printemps 2016.

Au début de l'été 2015 (le 11 juin à SIM et le 17 juin à BER), des semis d'EPN et de SAB de trois ans de type PFD (plants de forte dimension, cavités de 310 cm³ chacune) ont été intégrés au dispositif. Chaque parcelle expérimentale a été divisée en 4 sous-parcelles de 3 m² (Figure 2) et 5 semis de la même espèce ont été plantés en quinconce dans chacune des sous-parcelles. Un protocole randomisé a été utilisé pour déterminer la

position de chaque espèce dans les sous-parcelles. Un total de 20 semis (10 EPN et 10 SAB) ont été plantés dans chacune des 24 parcelles expérimentales (480 semis au total).

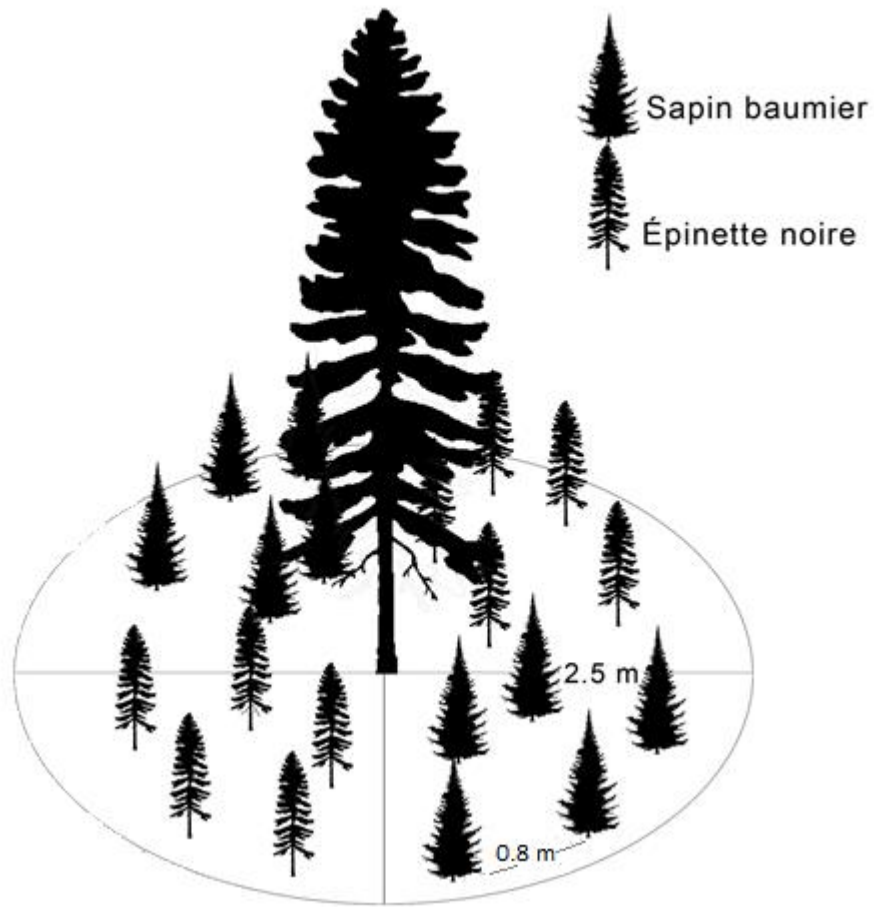


Figure 2. Schéma représentant une parcelle et 4 sous-parcelles où ont été plantés les semis.

2.2 *Variables mesurées sur les semis*

2.2.1 *Gel*

Le gel des bourgeons des semis a été constaté à l'aide d'un examen visuel et au touché (bourgeon mou). Un pourcentage des semis affecté a été calculé par rapport au nombre total de semis de chaque espèce pour chaque site.






2.2.2 *Prédation*




D'importantes populations de lièvres d'Amérique occupent les territoires sur lesquels sont situés les sites d'étude. De nombreux bourgeons apicaux ont été broutés suite à la plantation des jeunes plants. Un remplacement des plants broutés a été réalisé 19 jours après la première plantation. Des mesures de protection ont été prises par la suite (clôtures de protection) et ont permis de mieux contrôler les prédateurs. Un pourcentage des semis affecté a été calculé par rapport au nombre total de semis de chaque espèce pour chaque site.

2.2.1 *Phénologie*

Les bourgeons ont été soumis à des évaluations visuelles entre mai et juin 2016, ce qui correspondait à l'année suivant la plantation des semis. Durant cette période, chaque semis a été observé deux fois par semaine à SIM et une fois par semaine à BER. Les stades de débourrement ont été déterminés d'après une modification de la procédure de Numainville et Desponts (2004) (Tableau 1) établie pour l'EPN. Un stade phénologique a été ajouté à la procédure et une adaptation a été réalisée pour les stades du SAB. L'observation a pris fin lorsque tous les semis d'un même site avaient atteint le stade 7. Pour un même semis, un stade phénologique a été déterminé lorsqu'au moins 50% des bourgeons avaient atteint ce stade.

Tableau 1. Description des stades phénologiques des bourgeons foliaires de l'EPN et du SAB (modifié de Numainville et Desponts (2004)) et exemple visuel de chacun des stades.

Stade	Caractéristiques	Exemple visuel
0	Bourgeon complètement fermé.	
1	Ouverture visible. Les écailles du bourgeon commencent à s'écarter. Aucun allongement visible du bourgeon.	
2	Allongement apparent des écailles internes du bourgeon. Le diamètre du bourgeon n'excède pas celui de la couronne d'écailles externes.	
3	Bourgeon gonflé, dont le diamètre excède celui de la couronne d'écailles externes. Les écailles internes sont encore opaques et ne laissent voir aucune feuille.	
4	Feuilles visibles au travers des écailles internes translucides.	

5	Rupture des écailles internes. Feuilles encore serrées sur l'axe de la pousse, qui est encore trapue et arrondie.	
6	Pousse allongée. Les feuilles s'allongent et commencent à s'écarter de l'axe de la pousse.	
7	Pousse allongée. Les aiguilles sont complètement ouvertes.	

2.2.2 Photosynthèse

Dans chaque parcelle expérimentale, trois (3) semis de chaque espèce ont été sélectionnés aléatoirement (6 semis par parcelle, 72 par site, total de 144 semis). Le taux photosynthétique a été mesuré sur ceux-ci avec un système portable pour photosynthèse (Li-Cor 6400XT) et une chambre opaque pour conifères (6400-22L) (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). Les mesures ont été réalisées à chaque mois pendant la période de juin à septembre 2016. Pour chacune des dates d'échantillonnage, les taux photosynthétiques moyens ont été calculés selon trois mesures prises avec intervalles de 30 secondes et normalisés.

Selon la surface foliaire échantillonnée, deux méthodes ont été utilisées (selon l'espèce) pour déterminer la surface foliaire. Pour les EPN, la surface foliaire a été mesurée en récoltant les aiguilles utilisées pour les mesures de photosynthèse. Les aiguilles ont ensuite été disposées sur une feuille blanche accompagnée d'une échelle puis prises en photo à l'aide d'un appareil photo numérique (Nikon D200) et d'un objectif pour macrophotographie (Nikkor 40 mm, f/2.8). Chez les SAB, la faible quantité de rameaux par plants ne permettait pas d'en faire la récolte. Donc, la section de la tige ayant été utilisée a été prise en photo directement sur le terrain sur une feuille blanche munie d'une échelle également. Les photos ont ensuite été traitées avec le logiciel Image J (Image J 1.47, Softonic Internacional S. A.), qui calculait, selon une distance connue (échelle), la surface verte présente sur la photo, après un ajustement des niveaux de couleurs, de saturation et de brillance afin d'obtenir une estimation de la surface foliaire spécifique.

Afin de vérifier l'existence d'une corrélation entre le taux photosynthétique des semis et la lumière reçue, des valeurs relatives de transmission lumineuse ont été récoltées. Une photo hémisphérique, représentant l'ouverture du couvert à l'emplacement de chaque semis pour lequel la photosynthèse a été mesurée, a été prise à l'aide d'un appareil photo numérique (Nikon Coolpix 950) et d'un objectif fish-eye (Nikkor FC-E8 7.2mm). Les photos ont été prises à 92 cm du sol. Elles ont ensuite été analysées avec le logiciel Gap Light Analyzer version 2 (Institute of Ecosystem Studies (IES), Millbrook, New York). Ce logiciel crée un modèle de radiation solaire qui prend en compte les caractéristiques physiques et géographiques de la parcelle échantillonnée (correction magnétique, latitude, longitude, élévation, orientation) et les patrons saisonniers d'ensoleillement (Frazer et al. 1999). Un niveau d'opacité est attribué à chacune des images et le logiciel calcule le pourcentage de transmission total (direct et diffus) ayant atteint le semis durant la saison de croissance en cours.

2.2.4 Croissance

À la plantation (printemps 2015) ainsi qu'après la première (automne 2015) et la deuxième saison de croissance (automne 2016), les semis ont été mesurés afin de déterminer les croissances annuelles en hauteur et en diamètre. Pour la croissance en hauteur, les EPN ont été mesurées du collet jusqu'à la fin de la pousse apicale à chaque reprise. Chez les sapins, une grande partie des pousses apicales avaient été broutées par les prédateurs durant la première saison de croissance. Donc, deux pousses latérales ont plutôt été prises en considération et une moyenne a été réalisée. La croissance latérale de la deuxième saison de croissance (2016) a donc pu être déterminée. Pour la croissance en diamètre, la mesure a été prise au collet du semis pour les deux espèces avec un vernier électronique.

2.2.5 Biomasses

À la fin de la deuxième saison de croissance, les 413 semis vivants ont été déterrés. Les racines des semis ont été lavées. Par la suite, les plants ont été séchés durant 48 heures à 65°C. La biomasse de chacune des parties du semis (racines, tiges, feuilles) a été mesurée à l'aide d'une balance électronique. La biomasse totale et le ratio de la biomasse racinaire sur la biomasse aérienne ont aussi été calculés par la suite. Le but était de mesurer les différences de biomasses entre les traitements.

2.2.6 Anatomie cellulaire

Avant d'être séchés, des disques ont été récoltés sur la tige de chacun des semis, à 2 cm au-dessus du collet (Balducci *et al.* 2013). Les échantillons ont été déshydratés par des immersions successives dans l'éthanol et dans le δ -limonene, puis enrobés de paraffine et des sections transversales de 8–10 μm d'épaisseur ont été tranchées au microtome. À l'aide d'un appareil photo installé sur un microscope, les cernes de croissance ont été

numérisés à un grossissement de 200x. Une dizaine de rangées de cellules des cernes de croissance de 2015 et 2016 ont été analysées à l'aide du logiciel Wincell Pro 2004a (Regent Instruments Inc., Québec, Canada). Pour chaque cellule, l'aire du lumen (μm^2) et l'épaisseur de la paroi cellulaire (μm^2) ont été mesurées.

2.2.7 *Analyses chimiques foliaires*

À l'automne 2016, les aiguilles des semis séchés ont été sous-échantillonnées (5 semis/espèces/parcelle, total de 240 échantillons) puis broyées finement (à la dimension de 0,5 mm). La concentration totale en N (g/kg) a été déterminée d'après la digestion Kjeldhal (Kjeltec Tecator 1030). Pour les concentrations totales en phosphore (P), potassium (K), calcium (Ca), magnésium (Mg), manganèse (Mn), zinc (Zn), aluminium (Al) et fer (Fe) (g/kg), les échantillons ont été digérés avec du H_2SO_4 et les concentrations ont été déterminées par induction, couplée avec une émission spectroscopique plasma-atomique.

2.3 *Analyses statistiques*

Dans tous les cas, les analyses ont été réalisées en considérant les deux sites d'étude de façon indépendante puisqu'ils ne présentaient pas les mêmes caractéristiques climatiques et géographiques. Les deux espèces ont aussi été séparées des modèles. Les facteurs H et N ainsi que leur interaction étaient considérés comme des facteurs fixes. Les blocs étaient considérés comme un facteur aléatoire. Toutes les analyses ont été réalisées avec le package lmerTest du logiciel R (version 3.3.1, RStudio, Inc., 2016). La normalité a été vérifiée pour chaque analyse.

Pour l'étude des biomasses (aérienne, racinaire, totale et le ratio aérien : sous-terrain), de la croissance latérale des sapins et des concentrations en éléments chimiques des aiguilles, une ANOVA (analysis of variance) a été réalisée.

Les données de phénologie, de photosynthèse et les caractéristiques cellulaires (aire de la paroi cellulaire et aire du lumen) ont été comparées grâce à une ANOVA à mesures répétées. Le facteur jour a été intégré aux analyses de phénologie. Le facteur temps a été intégré aux analyses de photosynthèse. Le facteur années a été intégré aux analyses des caractéristiques cellulaires.

Les croissances en hauteur (EPN) et en diamètre (EPN et SAB) ont été déterminées en mesurant la différence entre les valeurs initiales et finales. Elles ont été analysées à l'aide d'une ANOVA à mesures répétées. Le facteur années a été intégré aux analyses. Les données de croissance radiale ont été transformées avec une fonction racine carrée afin de respecter les postulats de normalité et d'homogénéité des variances.

3 RÉSULTATS

3.1 Mortalité

Au total, 67 semis sont morts (13%) avant la fin de l'expérience. La mortalité est comparable dans les deux sites d'études (35 semis à SIM (7%) et 32 semis à BER (6%)). La majorité de ceux-ci sont morts durant la première saison de croissance, soit l'année 2015. Dans chacun des sites, les sapins sont morts en plus grande proportion (à SIM : 0,8% pour les EPN et 28% pour les SAB, à BER : 8% pour les EPN et 19% pour les SAB) .

3.2 Gel

Les jours qui ont suivi la plantation au printemps 2015 ont été relativement froids. En effet, les températures journalières de l'air ont chuté à 3.3 °C à SIM et à -0.7 °C à BER (ANNEXE E). Les bourgeons apicaux de plusieurs semis n'ont pas survécu à cette baisse de température (Tableau 2) et plusieurs de ces semis sont morts par la suite. Dans chacun des sites, les sapins ont particulièrement été affectés. Il n'y a pas eu de gel observé pour l'année 2016.

Tableau 2. Pourcentage de semis affectés par le gel.

Année	Pourcentage des semis affectés par le gel (%)			
	SIM		BER	
	EPN	SAB	EPN	SAB
2015	10	60	11	51

3.3 Prédation

Plusieurs coupes franches créées par des incisives de lièvres ont été observées sur les tiges des semis. À SIM, la prédation a été bien contrôlée par les clôtures. À BER, malgré l'installation de clôtures, les SAB ont été particulièrement affectés (15% des semis).

3.4 Phénologie

L'effet significatif du facteur jour pour chacun des sites et chacune des espèces ($p < 0.001$) (Tableau 3) démontre que la dynamique de changement de phases phénologiques a bien été détectée par le modèle. En général, les courbes (Figure 5) montrent un développement rapide jusqu'au stade 6 puis un ralentissement.

Le débourrement des bourgeons des EPN ($p < 0.05$) et des SAB ($p < 0.05$) de BER ont été influencés significativement par le traitement H. Dans ces deux cas, le traitement H provoque un débourrement plus hâtif des bourgeons chez les semis par rapport au traitement témoin. Les semis de SIM n'ont pas été significativement influencés par le chauffage du sol, mais les courbes (H et NH) suggèrent que les traitements H tendent à accélérer le débourrement (Figure 3). Le traitement H a provoqué une accélération du développement phénologique des bourgeons d'environ 1 jour au milieu du développement phénologique des SAB de SIM ($p < 0.001$) et au début du développement phénologique des EPN de BER ($p < 0.01$). Le traitement N a occasionné un délai du développement phénologique des bourgeons d'environ 1-2 jours au début du développement phénologique des EPN de BER ($p < 0.001$) et des SAB de BER ($p < 0.001$). Le traitement H a provoqué une accélération du développement phénologique des bourgeons d'environ 1-2 jours au début et au milieu du développement phénologique des SAB de BER ($p < 0.001$).

Le processus de débourrement des bourgeons des deux espèces était plus hâtif à SIM plus tôt dans la saison par rapport à BER. Une différence d'environ 4 jours a été

constatée entre les deux sites. Par rapport à l'EPN, le processus de débourrement a été entamé plus rapidement chez le SAB, peu importe le site.

Tableau 3. Résultats statistiques du modèle utilisé pour comparer le développement phénologique entre les traitements et les jours.

Source de variation	Ddl	F	P
SIM-EPN			
Jour	11	1298.87	<.0001***
H	1	1.17	0.3019
N	1	2.06	0.1715
H x N	1	0.29	0.5976
H x Jour	11	1.27	0.2332
N x Jour	11	1.47	0.1362
H x N x Jour	11	0.76	0.6760
SIM-SAB			
Jour	11	525.26	<.0001***
H	1	4.06	0.0716
N	1	0.45	0.5151
H x N	1	0.09	0.7669
H x Jour	11	3.13	0.0004***
N x Jour	11	1.41	0.1616
H x N x Jour	11	0.63	0.8045
BER-EPN			
Jour	8	2224.67	<.0001***
H	1	7.86	0.0227*
N	1	4.92	0.0568
H x N	1	1.13	0.3188
H x Jour	8	2.69	0.0063**
N x Jour	8	7.86	<.0001***
H x N x Jour	8	1.15	0.3270

BER-SAB

Jour	8	1855.56	<.0001***
H	1	11.38	0.010*
N	1	2.95	0.1249
H x N	1	0.44	0.5265
H x Jour	8	3.86	<.0001***
N x Jour	8	4.01	<.0001***
H x N x Jour	8	1.02	0.4173

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

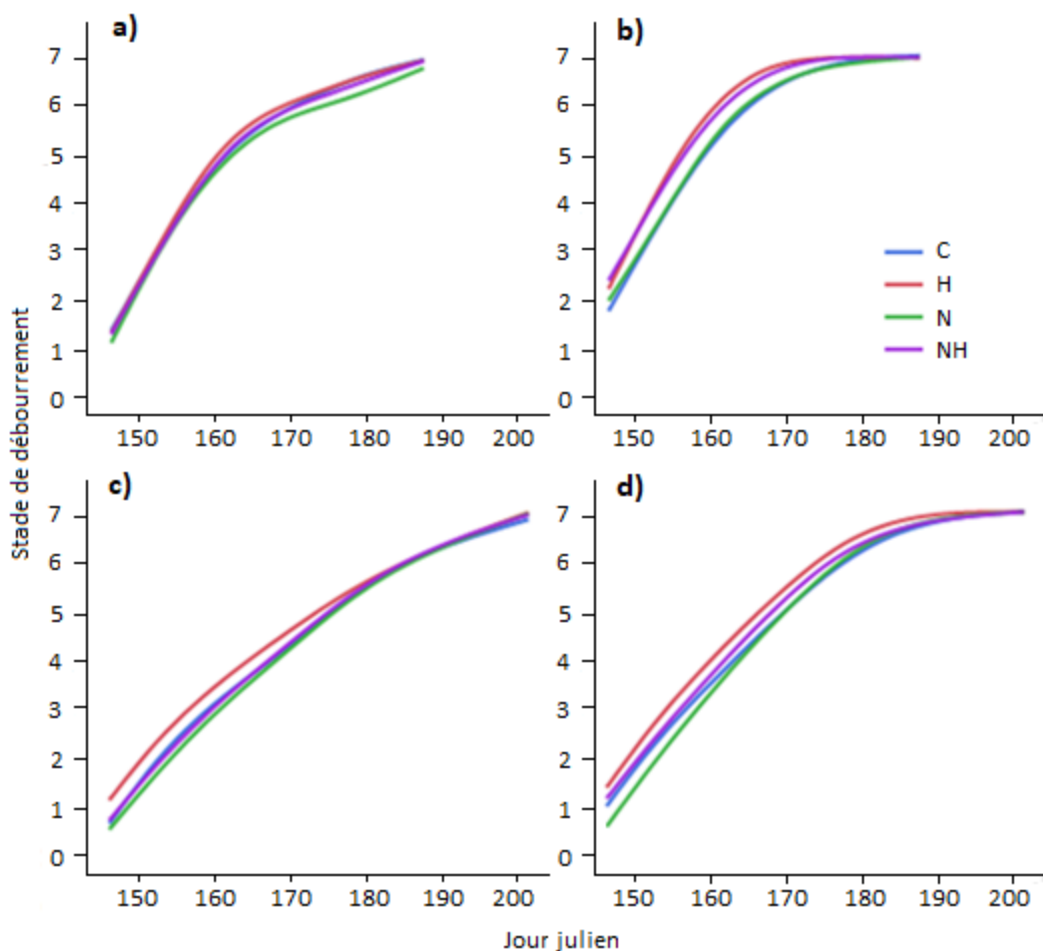


Figure 3. Relation entre le débourrement phénologique pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et le jour de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB.

3.5 Photosynthèse

Les taux photosynthétiques des semis de SIM et de BER ont varié significativement dans le temps (Tableau 4). Aucun effet significatif relié aux traitements n'a été observé à SIM. L'interaction temps x N s'est avérée significative pour les EPN à BER. En effet, le traitement N a fait diminuer le taux photosynthétique d'environ $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en

juillet et août 2016 par rapport au traitement témoin (Figure 4). Le traitement H a fait diminuer significativement le taux photosynthétique d'environ $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sur les SAB à BER ($P < 0.05$). Le taux photosynthétique et l'ouverture de la canopée montrent de très faibles corrélations négatives non-significatives à SIM (Pente de la courbe : -0,04, $R^2 = 0.0065$) et à BER (Pente de la courbe : -0,03, $R^2 = 0.0176$) (ANNEXE F).

Tableau 4. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la photosynthèse, entre les traitements, selon les espèces et les sites d'étude.

Source de variation	Ddl	F	P
SIM - EPN			
Temps	3	15.96	<0.0001***
N	1	0.01	0.9695
H	1	0.12	0.7338
N x H	1	0.38	0.5540
N x Temps	3	1.06	0.3684
H x Temps	3	0.30	0.8207
N x H x Temps	3	2.19	0.0927
SIM - SAB			
Temps	3	8.93	<0.0001***
N	1	0.10	0.7516
H	1	0.42	0.5354
N x H	1	0.27	0.6115
N x Temps	3	1.96	0.1225
H x Temps	3	1.16	0.3246
N x H x Temps	3	0.17	0.9137
BER - EPN			
Temps	3	22.46	<0.0001***
N	1	0.99	0.3491
H	1	0,41	0.5402
N x H	1	1.09	0.3266
N x Temps	3	3.85	0.0112*

H x Temps	3	2.51	0.6188
N x H x Temps	3	1.66	0.1796
BER - SAB			
Temps	3	16.79	<0.0001***
N	1	1.35	0.2797
H	1	8.91	0.0179*
N x H	1	0.01	0.9910
N x Temps	3	0.57	0.6363
H x Temps	3	1.97	1.2222
N x H x Temps	3	0.02	0.9522

* = $P < 0.05$; *** = $P < 0.001$

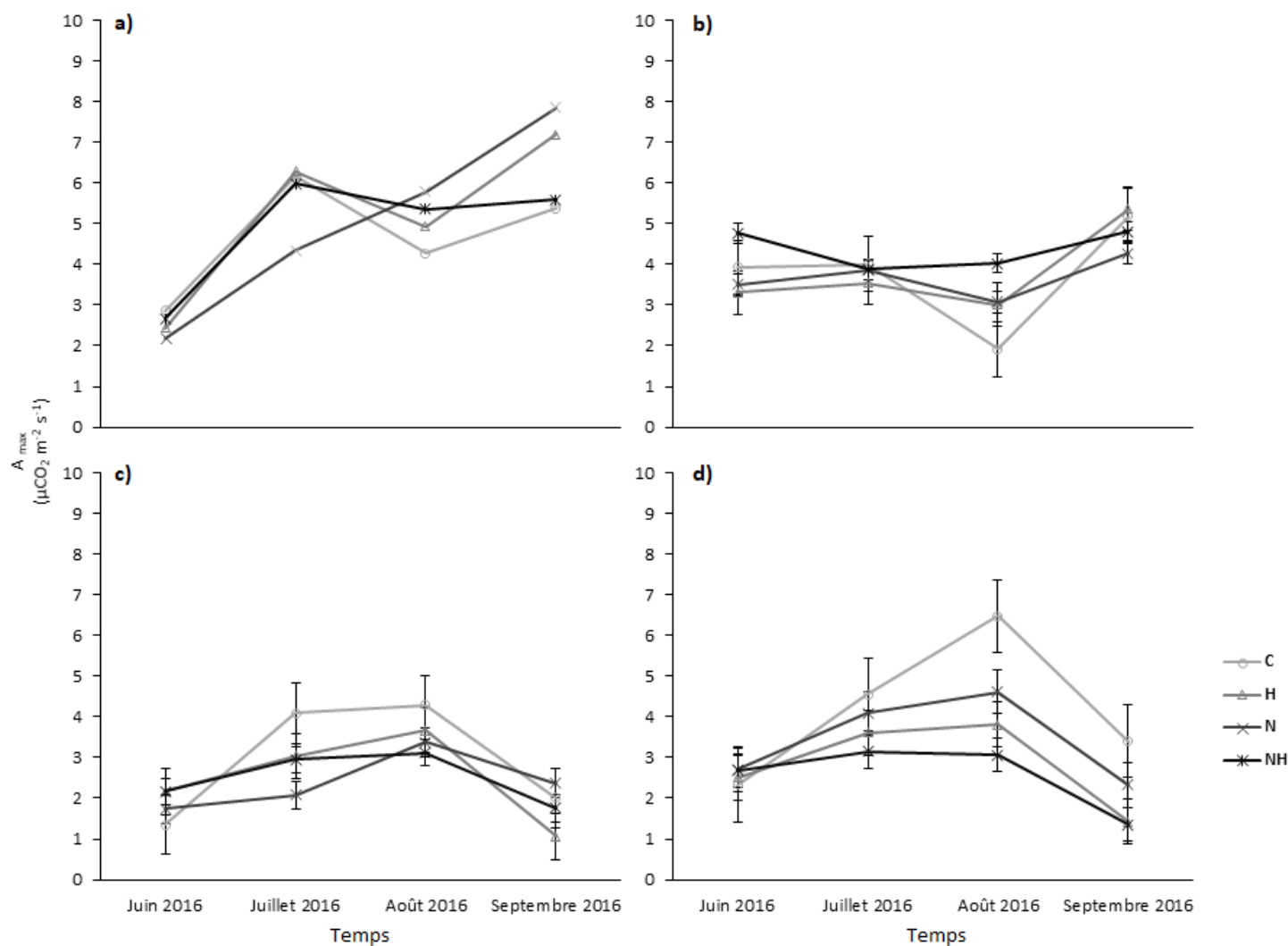


Figure 4. Relation entre le taux photosynthétique (A_{max}) pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

3.6 Hauteur et diamètre

3.6.1 Croissance annuelle en hauteur

L'effet significatif du facteur année ($P < 0.001$) (Tableau 5) démontre que les semis ont réagi différemment d'une année à l'autre. Pour les deux sites à l'étude, la croissance a été supérieure en 2015 comparativement à 2016 (Figure 5). Toutefois, la croissance en hauteur de l'EPN n'a pas été influencée significativement par les traitements.

Tableau 5. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance en hauteur des EPN entre les traitements et les années, selon les espèces et les sites d'étude.

Source de variation	Ddl	F	P
SIM			
Années	1	303.34	<0.001***
N	1	4.89	0.19023
H	1	2.90	0.49272
N x H	1	0.18	0.76281
H x Années	1	0.01	0.17435
N x Années	1	1.57	0.36320
N x H x Années	1	0.77	0.85101
BER			
Années	1	590.92	<0.001***
N	1	0.03	0.6781
H	1	0.09	0.7903
N x H	1	1.14	0.2964
H x Années	1	0.10	0.8584
N x Années	1	0.10	0.8139
N x H x Années	1	0.28	0.4021

*** = $P < 0.001$

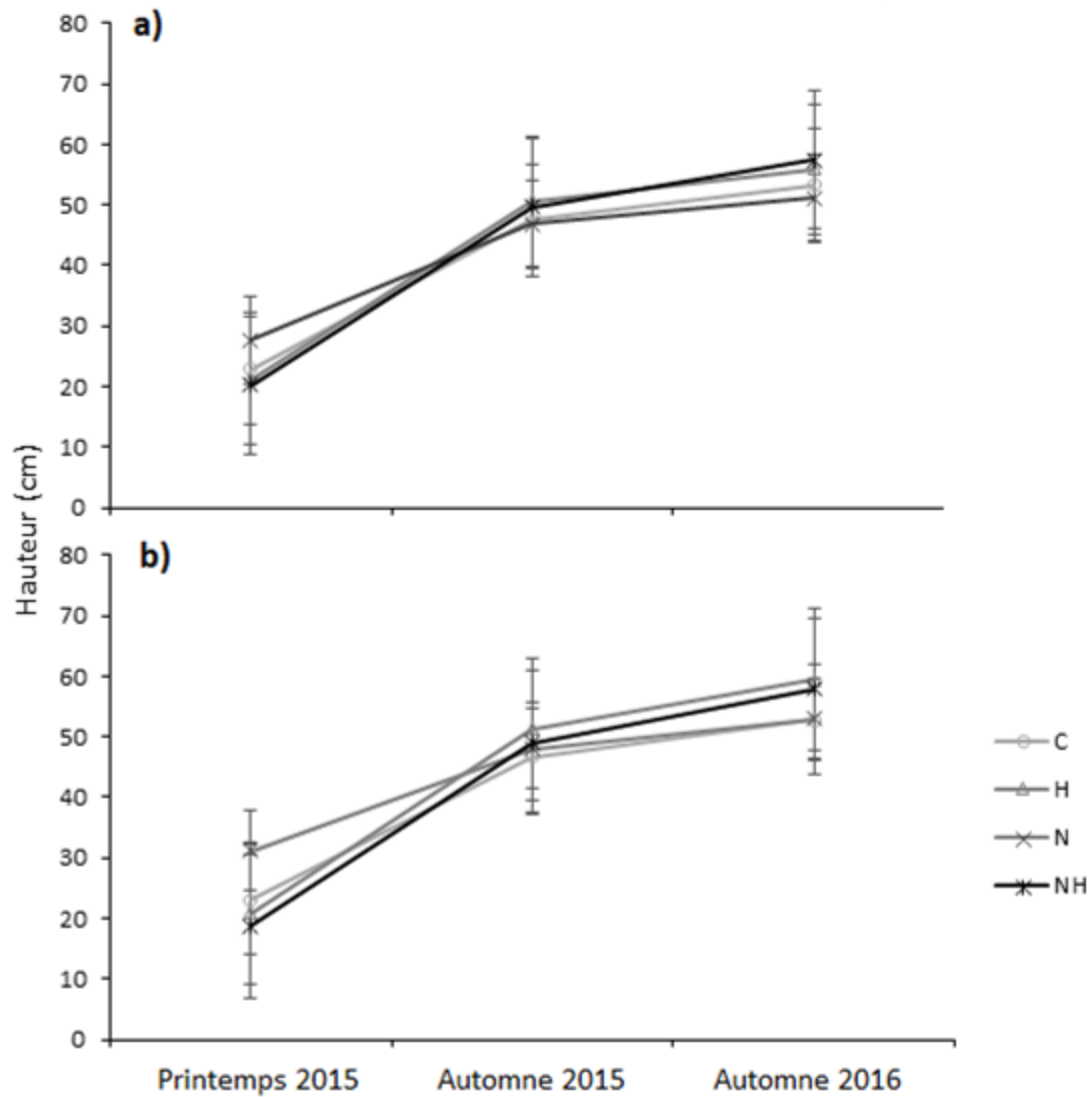


Figure 5. Relation entre la hauteur totale (cm) des EPN pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM et b) BER. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

3.6.2 Croissance latérale des SAB

En 2016 et pour les deux sites, la croissance latérale des SAB n'a pas été influencée significativement par les traitements (Tableau 6).

Tableau 6. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance latérale des SAB entre les traitements en 2016, selon les sites d'étude.

Source de variation	SIM			BER		
	Ddl	F	P	Ddl	F	P
N	1	3.69	0.0564	1	1.02	0.7340
H	1	1.92	0.2350	1	0.18	0.6496
N x H	1	0.06	0.5944	1	1.25	0.5251

3.6.3 Croissance en diamètre

La croissance en diamètre a varié significativement selon les années pour les EPN de SIM ($P<0.05$), les SAB ($P<0.001$) de SIM ainsi que les EPN ($P<0.001$) et les SAB ($P<0.001$) de BER (Tableau 7). Dans tous les cas où la différence est significative, la croissance en diamètre a été supérieure en 2016 comparativement à 2015 (Figure 6). Les traitements n'ont pas eu d'effet significatif sur la croissance en diamètre.

Tableau 7. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la croissance radiale entre les traitements et les années, selon les espèces et les sites d'étude.

Source de variation	Ddl	F	P
SIM - EPN			
Années	1	3.77	0.0534*
N	1	2.75	0.1357
H	1	0.35	0.5664
N x H	1	0.01	0.8951

N x Années	1	0.15	0.6989
H x Années	1	0.40	0.5245
N x H x Années	1	0.03	0.8417

SIM - SAB

Années	1	57.26	<0.0001***
N	1	0.39	0.5509
H	1	0.30	0.5992
N x H	1	0.76	0.4073
N x Années	1	0.46	0.4977
H x Années	1	1.24	0.4073
N x H x Années	1	1.27	0.2617

BER - EPN

Années	1	29.99	<0.0001***
N	1	1.51	0.2538
H	1	0,14	0.7161
N x H	1	0.02	0.9054
N x Années	1	0.30	0.5858
H x Années	1	2.05	0.1533
N x H x Années	1	0.75	0.3872

BER - SAB

Années	1	95.96	<0.0001***
N	1	0.02	0.8935
H	1	1.27	0.2908
N x H	1	0.04	0.8358
N x Années	1	1.02	0.3126
H x Années	1	1.12	0.2906
N x H x Années	1	2.10	0.1489

* = $P < 0.05$; *** = $P < 0.001$

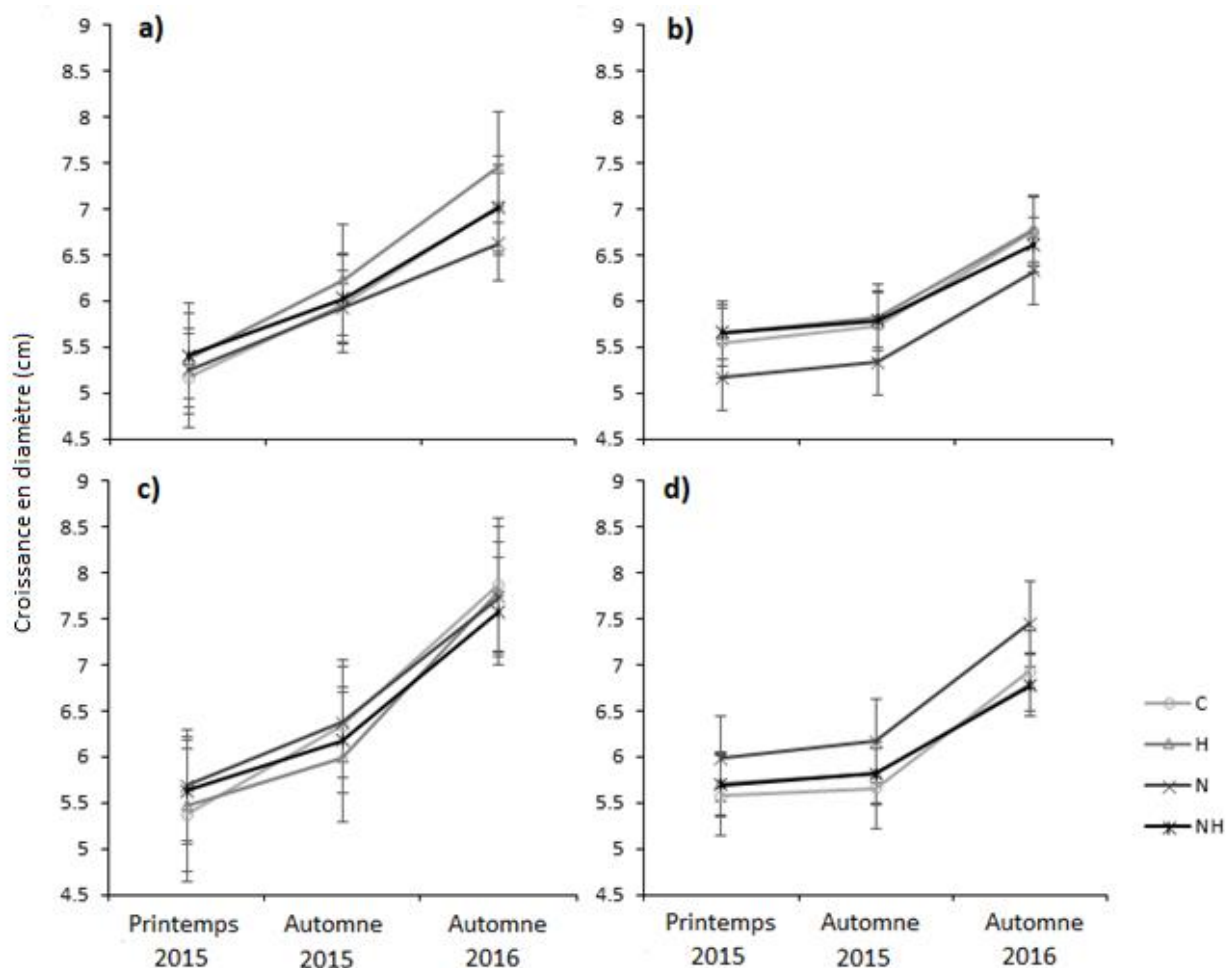


Figure 6. Relation entre la croissance en diamètre de chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) et la période de l'année, a) SIM-EPN, b) SIM-SAB, c) BER-EPN et d) BER-SAB. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

3.7 Biomasses

À SIM, les biomasses racinaire et totale ($P < 0.05$) des EPN ont été affectées significativement et positivement par le traitement H (Tableau 8; Figure 7). La biomasse racinaire ($P < 0.05$) des SAB de SIM a également été affectée significativement par le

traitement H. À BER, les traitements n'ont eu aucun effet significatif sur les biomasses et les ratios des EPN et des SAB.

Tableau 8. Résultats statistiques des ANOVA utilisées pour comparer les biomasses entre les traitements, selon les espèces et les sites d'étude.

Source de variation	Ddl	F	P
<i>Biomasse aérienne</i>			
SIM - EPN			
N	1	1.25	0.2972
H	1	3.36	0.1047
N x H	1	1.47	0.2605
SIM - SAB			
N	1	0.46	0.5122
H	1	2.54	0.1451
N x H	1	0.40	0.5445
BER - EPN			
N	1	0.16	0.6979
H	1	1.43	0.2653
N x H	1	0.97	0.3535
BER - SAB			
N	1	0.01	0.9131
H	1	0.26	0.6270
N x H	1	1.04	0.3392
<i>Biomasse racinaire</i>			
SIM - EPN			
N	1	2.99	0.1221
H	1	6.60	0.0334*
N x H	1	0.76	0.4100
SIM - SAB			
N	1	0.03	0.8628
H	1	5.30	0.0466*
N x H	1	0.05	0.8359
BER - EPN			
N	1	0.28	0.6098
H	1	0.40	0.5471

N x H	1	1.24	0.2984
BER - SAB			
N	1	0.57	0.4737
H	1	0.06	0.8099
N x H	1	0.16	0.7032

Biomasse totale

SIM - EPN			
N	1	3.14	0.1146
H	1	5.65	0.0449*
N x H	1	0.31	0.5945

SIM - SAB			
N	1	0.23	0.6444
H	1	2.69	0.1349
N x H	1	0.57	0.4683

BER - EPN			
N	1	1.98	0.1972
H	1	3.86	0.0853
N x H	1	0.54	0.4826

BER - SAB			
N	1	0.44	0.5240
H	1	0.01	0.9471
N x H	1	0.20	0.6668

Ratio sous-terrain : aérien

SIM - EPN			
N	1	0.08	0.7798
H	1	1.42	0.2681
N x H	1	0.38	0.5527

SIM - SAB			
N	1	0.09	0.7709
H	1	0.19	0.6725
N x H	1	1.28	0.2901

BER - EPN

N	1	0.38	0.5548
H	1	0.13	0.7314
N x H	1	0.02	0.8964
BER - SAB			
N	1	1.00	0.3444
H	1	1.34	0.2776
N x H	1	0.63	0.4490

* = $P < 0.05$

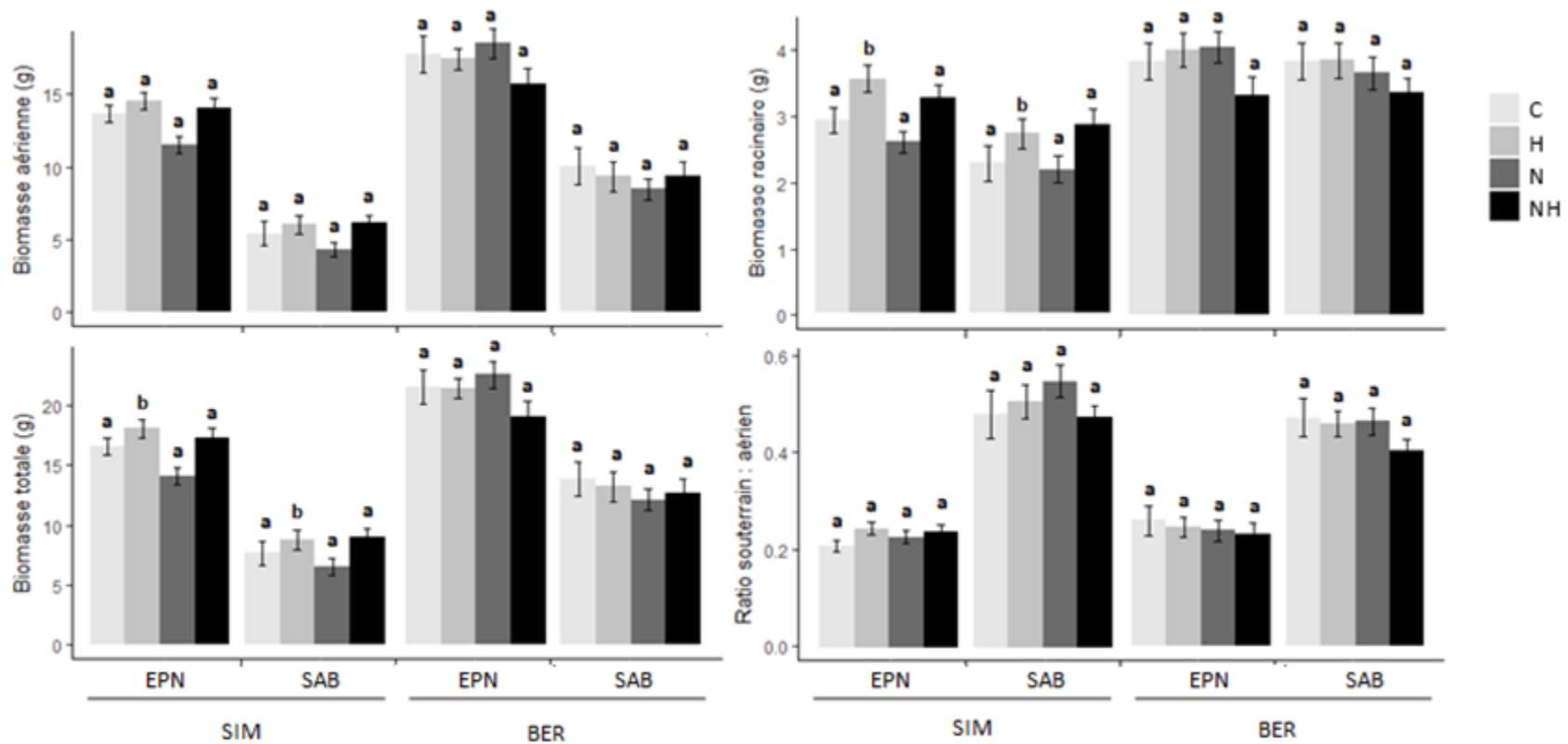


Figure 7. Biomasses aériennes, racinaires, totales et ratio de la biomasse souterraine : aérienne de chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) à la fin de l'année 2016. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

3.8 Anatomie cellulaire

Les variables relatives à l'anatomie cellulaire ont été mesurées seulement sur les semis du site SIM. Les années 2015 et 2016 ont montré des différences significatives pour l'aire du lumen des EPN ($P < 0.001$) et des SAB ($P < 0.001$) ainsi que pour l'aire de la paroi cellulaire des EPN ($P < 0.001$) et des SAB ($P < 0.001$) (Tableau 9). L'aire du lumen des cellules produites en 2015 a montré des valeurs supérieures par rapport aux cellules produites en 2016. Au contraire, l'aire des parois des cellules produites en 2015 a montré des valeurs inférieures par rapport aux cellules produites en 2016 (Figure 8). Les traitements n'ont pas significativement influencé l'anatomie cellulaire à SIM.

Tableau 9. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer l'aire du lumen (μm^2) et l'aire de la paroi cellulaire (μm^2) des cellules, entre les traitements et selon les espèces, à SIM seulement.

Source de variation	Ddl	F	P
<i>Aire du lumen</i>			
EPN			
Années	1	25.47	<0.0001***
N	1	0.01	0.9902
H	1	0.31	0.6054
N x H	1	0.15	0.7140
N x Années	1	0.05	0.7140
H x Années	1	1.29	0.2593
N x H x Années	1	0.01	0.9304
SAB			
Années	1	17.16	<0.0001***
N	1	0.08	0.7831
H	1	0.30	0.5842
N x H	1	2.09	0.1568
N x Années	1	3.33	0.0761
H x Années	1	0.03	0.8746
N x H x Années	1	0.15	0.6982
<i>Aire de la paroi cellulaire</i>			
EPN			
Années	1	32.03	<0.0001***

N	1	0.01	0.9820
H	1	0.26	0.6360
N x H	1	0.22	0.6599
N x Années	1	0.25	0.6218
H x Années	1	0.87	0.3554
N x H x Années	1	0.09	0.7691
SAB			
Années	1	29.09	<0.0001***
N	1	3.40	0.0729
H	1	0.06	0.8159
N x H	1	2.66	0.1113
N x Années	1	0.01	0.9253
H x Années	1	0.15	0.7049
N x H x Années	1	0.14	0.7144

*** = $P < 0.001$

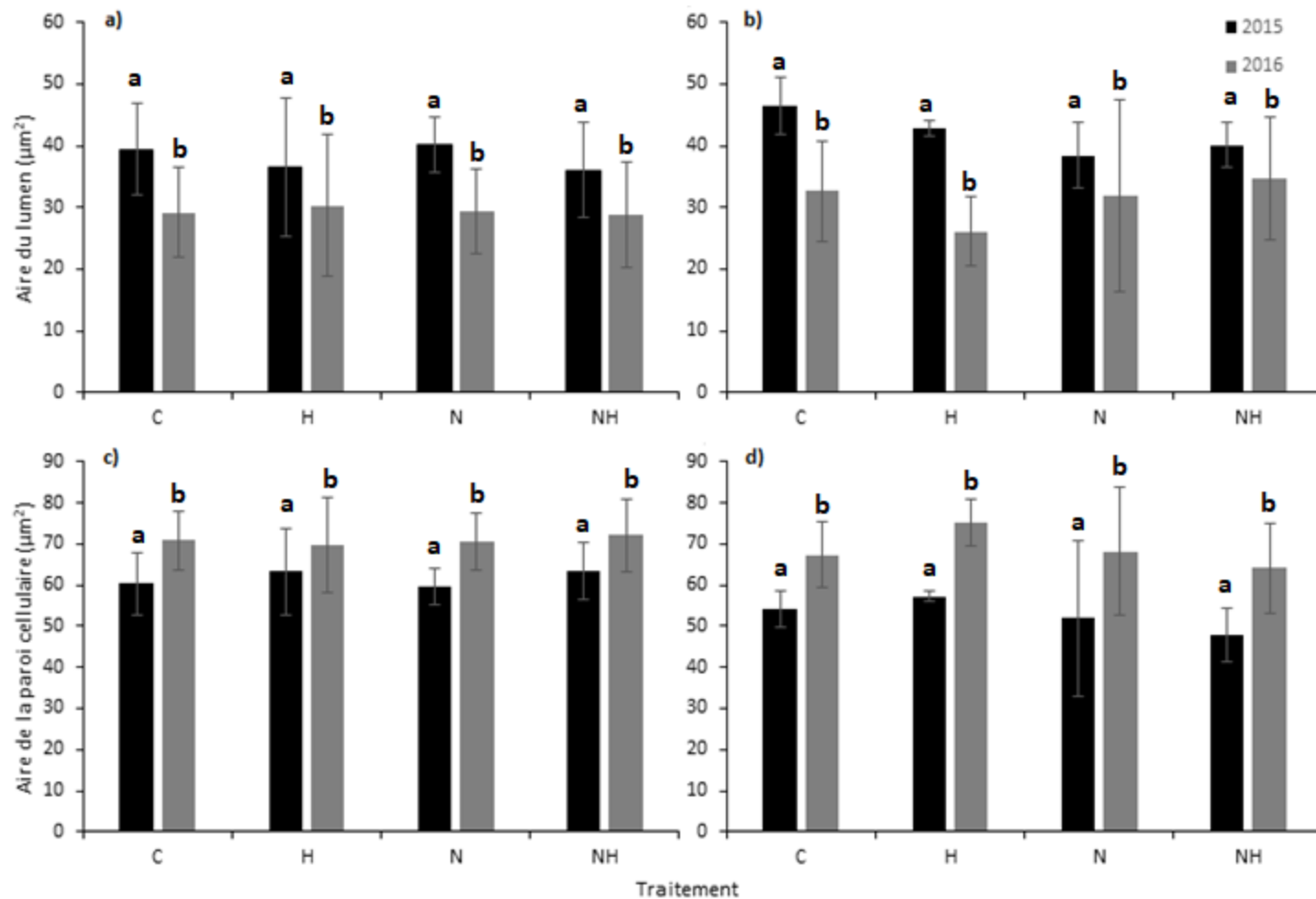


Figure 8. Aire du lumen et aire de la paroi cellulaire des cellules produites en 2015 et 2016 selon chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote), a) EPN, b) SAB, c) EPN et d) SAB. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

3.9 *Analyses chimiques foliaires*

Le traitement H a produit chez les EPN de BER une augmentation significative au niveau de la concentration en P ($P < 0.05$) (Tableau 10; Figure 9). Le traitement H a aussi produit une augmentation significative du K chez les EPN de SIM ($P < 0.05$). Aucune différence significative des traitements n'a été observée parmi les concentrations en azote, Ca et Mg entre les traitements de chacune des espèces, de chacun des sites. Les concentrations en Mn, Zn, Al et Fe sont négligeables et n'ont pas été prises en compte dans les analyses statistiques (ANNEXE G).

Tableau 10. Résultats statistiques de l'ANOVA utilisée pour comparer la concentration des éléments chimiques dans les aiguilles des semis entre les traitements, selon les espèces et les sites à l'étude.

Source de variation	Ddl	F	P
<i>Azote</i>			
SIM - EPN			
N	1	0.17	0.6898
H	1	1.22	0.3018
N x H	1	1.58	0.2442
SIM - SAB			
N	1	0.02	0.8829
H	1	0.53	0.4864
N x H	1	0.01	0.9588
BER - EPN			
N	1	0.01	0.9262
H	1	1.10	0.3236
N x H	1	0.14	0.7144
BER - SAB			
N	1	0.47	0.5107
H	1	0.06	0.8109
N x H	1	0.16	0.7037
<i>Phosphore</i>			
SIM - EPN			
N	1	0,32	0.5889
H	1	0,89	0.3730
N x H	1	0,01	0.9140
SIM - SAB			
N	1	0,42	0.5191
H	1	0,23	0.6324
N x H	1	0,098	0.7555
BER - EPN			
N	1	0,39	0.5509
H	1	5,77	0.0457*
N x H	1	1,79	0.2208
BER - SAB			
N	1	0,62	0.4525

H	1	0,01	0.9217
N x H	1	0,01	0.9749

Potassium

SIM - EPN			
N	1	0,01	0.9041
H	1	5,40	0.0237*
N x H	1	0,40	0.5301

SIM - SAB			
N	1	0.01	0.9741
H	1	1.57	0.2448
N x H	1	0.51	0.4949

BER - EPN			
N	1	0.47	0.5110
H	1	0.08	0.7833
N x H	1	0.20	0.6664

BER - SAB			
N	1	0.25	0.6317
H	1	1.07	0.3321
N x H	1	2.76	0.1356

Calcium

SIM - EPN			
N	1	0.06	0.8058
H	1	0.01	0.9595
N x H	1	2.53	0.1170

SIM - SAB			
N	1	3.61	0.0956
H	1	0.01	0.9617
N x H	1	0.37	0.5622

BER - EPN			
N	1	0.29	0.6022
H	1	1.58	0.2402
N x H	1	1.82	0.2103

BER - SAB			
N	1	0.25	0.6161
H	1	1.15	0.2889
N x H	1	0.66	0.4219

<i>Magnesium</i>			
SIM - EPN			
N	1	2.25	0.1724
H	1	0.42	0.5369
N x H	1	0.18	0.6856
SIM - SAB			
N	1	0.41	0.5249
H	1	0.45	0.5048
N x H	1	0.04	0.8509
BER - EPN			
N	1	0.30	0.58462
H	1	2.89	0.09437
N x H	1	0.27	0.60296
BER - SAB			
N	1	0.02	0.8872
H	1	0.28	0.6117
N x H	1	0.95	0.3560

* = $P < 0.05$

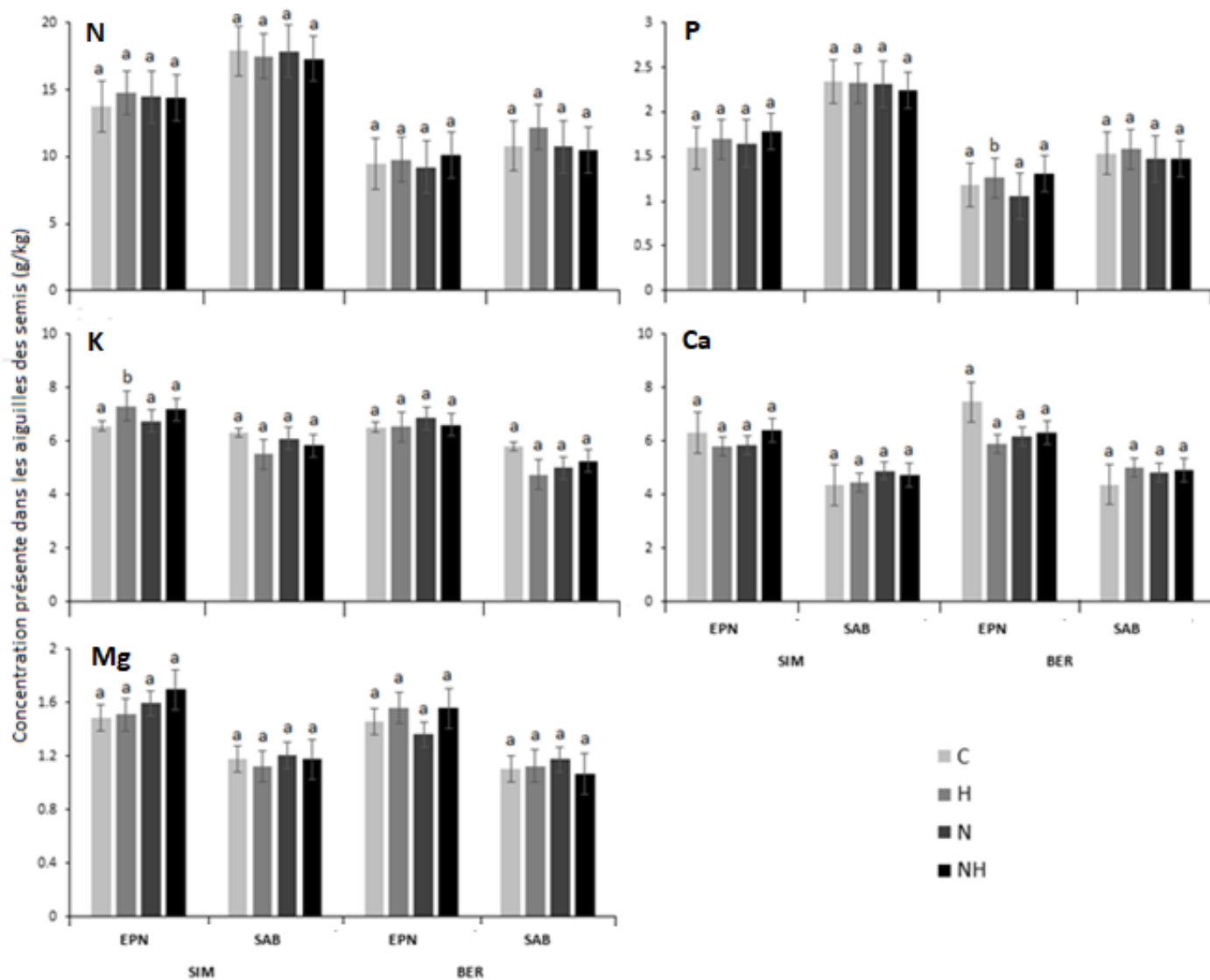


Figure 9. Concentration en éléments chimiques présente dans les semis pour chacun des traitements (C = Contrôle, H = Chauffage, N = Ajout d'azote et NH = Chauffage et ajout d'azote) pour chaque site et chaque espèce. Les différences significatives sont représentées par des lettres différentes. Les barres d'erreurs représentent les écarts types.

4 DISCUSSION

4.1 *Gel et mortalité*

Après la plantation, en juin 2015, les froides températures ont eu pour effet de détruire les tissus méristématiques de certains bourgeons encore en dormance. En effet, les températures de la fin du mois de juin 2015 avoisinaient le point de congélation. L'épaisse couche d'humus du site BER (De Barba *et al.* 2015) a pu agir comme un tampon en atténuant les variations de température de l'air. Ceci pourrait expliquer la plus faible proportion de semis affectés par le gel sur ce site. Les SAB se sont montrés moins tolérants que les EPN au gel. Il a été démontré que le SAB montre une réaction rapide aux variations de température durant la période de production cellulaire (Deslauriers et Morin 2004). De plus, la distribution nordique de l'EPN peut faire qu'il tolère mieux les basses températures.

La survie de plusieurs semis, particulièrement les SAB, a été compromise par un choc de plantation. En effet, à la plantation d'un semis, le feuillage est immédiatement soumis à un appel d'eau provenant de l'atmosphère. Cependant, l'accès à l'eau est limité par le contact entre le sol et le système racinaire qui n'est pas encore pleinement établi (Grossnickle 2005). Un stress hydrique peut alors affecter le plant au niveau de sa croissance et de sa survie (Margolis et Brand 1990). Une espèce tolérante à l'ombre telle que le SAB peut montrer une faible habileté à l'acclimatation, mais offre une productivité maximale en présence de conditions de lumière optimales. Au contraire, l'EPN montre une meilleure habileté à s'adapter à de faibles niveaux de lumière, d'humidité et de nutriments (Margolis et Brand 1990). Pour ces raisons, les EPN semblent s'être mieux adaptées à leur environnement par rapport aux SAB. Également, chacun des semis (EPN et SAB) a eu à subir l'effet du choc de plantation, peu importe le traitement.

4.2 Phénologie

L'étude de cette variable avait pour but de déterminer si les traitements H et N pouvaient avoir une influence sur le développement des bourgeons de semis des EPN et des SAB, dans deux sites situés à différentes latitudes en forêt boréale. L'hypothèse selon laquelle les traitements H et N pourraient modifier la phénologie des bourgeons est acceptée en partie. En effet, le début du débourrement des bourgeons des EPN et des SAB de BER ont été accélérés par le traitement H. De Barba *et al.* (2015) ont observé des résultats semblables sur une étude menée dans les mêmes sites d'études, mais sur des EPN matures. En effet, dans cette étude, le site BER a montré des différences significatives pour les traitements H et N (le traitement H hâtait le processus de débourrement des bourgeons alors que le traitement N le retardait).

Les bourgeons ont montré dans tous les cas, un développement rapide jusqu'au stade 6 puis un ralentissement du stade 6 au stade 7. Le stade 7 implique l'élongation complète des cellules des aiguilles et nécessite plus de temps. En moyenne, le débourrement des bourgeons des semis ayant reçu le traitement H a commencé avant le débourrement des semis recevant le traitement témoins pour les deux espèces et les deux sites. Ceci suggère l'existence d'une interaction physiologique entre les racines et la partie aérienne de l'arbre, au printemps. Ces résultats permettent d'appuyer l'hypothèse avancée par De Barba *et al.* (2015) selon laquelle la hausse des températures du sol permettrait d'activer le processus d'absorption d'eau et d'éléments minéraux des racines et leur transport jusqu'aux parties aériennes. En effet, l'expérience de Bergh et Linder (1999) a démontré que le chauffage du sol permettait de tripler le flux de sève quotidien chez des épinettes de Norvège. Parmi les hormones transportées dans ce flux, on peut compter les cytokinines qui sont des hormones produites dans les racines et responsables de la levée de dormance. Au contraire, un surplus d'azote peut produire une limitation de la production de cytokinines au profit d'acide abscissique, une hormone qui quant à elle envoie un signal de prolongation de la dormance (Omarov *et al.* 1999).

Dans les endroits où les températures annuelles moyennes sont plus faibles, les plantes peuvent être plus sensibles à de légères augmentations des températures (De Barba *et al.* 2015). De plus, pour les régions situées à de plus hautes latitudes, la disponibilité de

l'eau liée au dégel tardif des sols peut jouer un rôle majeur affectant la croissance des végétaux (Rossi *et al.* 2011). Ceci peut expliquer la réponse phénologique positive observée pour les deux espèces suite au chauffage du sol pour le site d'étude aux températures annuelles plus faibles (BER).

4.3 Photosynthèse

L'hypothèse selon laquelle les traitements H et N permettraient aux semis d'augmenter leurs taux photosynthétiques est partiellement rejetée. En effet, les EPN de BER recevant le traitement N et les SAB de BER recevant le traitement H ont connu une baisse significative de leur taux photosynthétique. Puisqu'il n'existe pas de corrélation évidente entre le taux photosynthétique et l'ouverture de la canopée, l'hypothèse que l'ouverture de la canopée ait influencé cette variable n'a pas été retenue.

Il est possible que les conditions lumineuses complexes du sous couvert aient initié des processus de photosynthèse inégaux entre les parcelles. En effet, les courtes périodes lumineuses de grande intensité (sunfleck) peuvent contribuer à augmenter la densité du flux de photon photosynthétique reçu dans une journée et ainsi engendrer des gains de carbone en sous couvert (Chazdon 1988; Messier et Puttonen 1995). Les espèces tolérantes à l'ombre, telles que les EPN dans notre expérience, peuvent répondre rapidement à ces changements brusques de lumière et influencer rapidement l'induction de la photosynthèse (Ma *et al.* 2014). Il se peut donc que les EPN à BER aient été influencés de cette façon.

La littérature montre qu'en général, les types de traitements auxquels ont été soumis nos semis auraient pu provoquer une hausse l'activité photosynthétique. En effet, une étude menée dans un peuplement de *Picea abies* a montré une réponse positive de la photosynthèse suite à des traitements de chauffage du sol (Bergh et Linder 1999). Les études de Pumpanen *et al.* (2012) ont aussi démontré que le taux photosynthétique était augmenté en chauffant le sol dans lequel poussent des semis de *Picea abies* et de *Pinus sylvestris*. Les études de Zhang et Dang (2005) montrent que des températures du sol plus faibles diminuent également les taux photosynthétiques de *Pinus banksiana*. Aussi, Zhao et Liu (2008) ont démontré que les fertilisations en azote augmentent la réponse des

pigments photosynthétiques de semis de *Pinus tabulaeformis* mais diminuent toutefois ceux des semis de *Picea asperata*. D'ailleurs, comme le mentionnent Zhao et Liu (2008), l'effet de N sur le taux photosynthétique peut dépendre de l'espèce, mais également des conditions climatiques des sites à l'étude.

4.4 Croissance

L'hypothèse que les traitements H et N ainsi que leur interaction produisent une hausse de croissance en hauteur, latérale ou en diamètre est rejetée. En effet, aucun effet significatif n'a été attribué aux traitements. Par contre, la croissance a réagi différemment dans le temps. Une plus grande croissance en hauteur a été observée en 2015 pour les EPN des deux sites alors que la croissance en diamètre a été meilleure en 2016, sauf pour les EPN de SIM. Les réserves initiales en nutriments ainsi que l'action des fertilisants appliqués près du système racinaire lors de la croissance en pépinière peuvent expliquer la meilleure croissance en hauteur significative en 2015 chez les EPN, dans les deux sites d'étude (Timmer 1997; Grossnickle 2005). Durant la deuxième année, une réduction de la croissance en hauteur a été observée. Ce phénomène affecte habituellement les semis d'épinettes (Sutton 1992) à la suite de leur plantation et peut durer de 1 à 3 années (Grossnickle 2005). Il est attribué à certains mécanismes physiologiques, dont les stress hydriques (Grossnickle 1988) et la faible fertilité du sol boréal (Sutton 1975).

Le stress de plantation peut expliquer le fait qu'aucune différence significative n'a été observée entre les traitements. Les effets des traitements auraient pu être perceptibles une fois le stress de plantation surmonté par les semis, c'est-à-dire après la troisième année de croissance. Des résultats significatifs des traitements H et N ont été obtenus dans d'autres études, mais celles-ci proposaient généralement des techniques d'application des traitements, des doses, des conditions de cultures, des températures et des espèces différentes (Zhao et Liu 2008; Duan et Chang 2017; Gruber *et al.* 2018). Toutefois, la force de la présente étude repose sur le fait que les apports supplémentaires en azote s'appuient sur des quantités réalistes.

4.5 Biomasses

L'hypothèse stipulant que les traitements H et N produiraient une augmentation de biomasse en général chez les semis est partiellement acceptée. En effet, un gain de biomasse a été observé, mais uniquement avec le traitement H au site SIM. Ce gain a été observable sur les deux espèces à l'étude. Toutefois, l'hypothèse que le traitement H produirait une baisse des investissements dans les tissus racinaires des semis est rejetée. Aucun retard de l'augmentation de biomasse racinaire n'a été observée de façon significative par rapport aux autres traitements.

Les températures froides et les courtes saisons de croissance de la forêt boréale limitent l'accumulation de carbone des espèces végétales. Chez un plant dont les racines sont exposées à des températures de moins de 6°C, l'accumulation de carbone structural et le prélèvement de nutriments sont limités (Alvarez-Uria et Körner 2007). Selon les résultats obtenus, un réchauffement hâtif du sol permettrait de contrer ce phénomène de limitation métabolique à SIM.

Aucun effet significatif n'a été observé à BER, contrairement à SIM. La réponse de la croissance à la température du sol peut aussi dépendre du type de sol et de sa capacité à retenir l'eau (Jyske *et al.* 2012). L'épaisse couche de mousse et de matière organique présente à BER comparativement à SIM permet de mieux retenir de plus grands volumes d'eau au sol. Cette couche de mousse a donc pu jouer un rôle d'atténuation des variations de la température du sol et a pu diminuer l'importance du traitement H sur la croissance et le développement des semis (Nilsson et Wardle 2005).

Les résultats obtenus montrent une cohérence avec d'autres études réalisées ailleurs dans le monde. Au sud de la Finlande, des traitements de chauffage du sol ont permis d'observer sur *Pinus sylvestris* au stade du semis une hausse de 40% de la biomasse racinaire et de la biomasse totale (Pumpanen *et al.* 2012). Dans une autre étude, le chauffage combiné à la fertilisation azotée a provoqué une hausse de biomasse totale chez des semis de *Picea asperata* et de *Pinus tabulaeformis* (Zhao et Liu 2008). Contrairement aux résultats présentés, Way et Sage (2008) ont remarqué que des semis d'EPN pouvaient développer moins de biomasses dans leurs organes sous-terrains en chauffant le sol.

Toutefois, dans cette étude menée en milieu contrôlé (serre), il demeure possible que la fertilisation ait influencé négativement l'allocation de carbone dans les racines des semis.

4.6 Anatomie cellulaire

L'hypothèse de départ, qui était que d'une part le chauffage du sol produirait un épaississement des cellules du xylème et une réduction de l'aire du lumen et que d'autre part l'ajout d'azote produirait un amincissement des parois et une expansion de l'aire du lumen est rejetée. Les traitements N et H n'ont pas eu d'effet significatif sur les deux variables mesurées. L'aire du lumen et l'aire de la paroi ont réagi différemment selon l'année étudiée. Les cellules créées en 2015 présentent un grand lumen et une paroi mince alors que les cellules produites en 2016 montrent un petit lumen et une paroi cellulaire large. Puisque tous les semis ont réagi de cette façon, on peut supposer que cette réaction n'est pas due aux traitements appliqués, mais plutôt aux facteurs climatiques ou à la fertilisation appliquée en pépinière.

Durant la deuxième année de croissance, les semis ont été en mesure d'accorder plus de carbone à leurs cellules, ce qui a permis de produire des parois cellulaires plus épaisses. Puisque 2016 correspondait à la deuxième année de croissance suite à la plantation, les semis ont pu profiter davantage des ressources du milieu grâce à leur système racinaire mieux établi. Ainsi, ils ont pu accorder plus de carbone à leur cellule. De plus, les températures de mai à septembre ayant été plus chaudes en 2016 qu'en 2015 à SIM peuvent aussi expliquer une plus grande allocation de carbone dans les parois cellulaires en 2016. L'accumulation de biomasse est habituellement augmentée avec une hausse de la température. Une augmentation de la biomasse de la tige suggère aussi une augmentation de la biomasse des fibres des parois cellulaires. La température affecte aussi la proportion entre les surfaces de la paroi et du lumen d'une cellule (Thomas *et al.* 2007). Un système racinaire mieux établi permet donc une meilleure photosynthèse et donc plus de captage de carbone et peut permettre de créer des cellules avec des parois plus épaisses. Il est possible que les parois cellulaires des semis aient été plus épaisses en 2016 puisque le semis était mieux établis par rapport à 2015.

4.7 Analyses chimiques foliaires

Puisque l'étude visait l'amélioration de la disponibilité de l'azote inorganique par l'application des traitements H et N, il était attendu qu'une augmentation de la concentration de l'azote dans les aiguilles des semis traités soit perceptible (Campbell *et al.* 2009). Toutefois, aucune différence significative n'a été observée entre les traitements au niveau de la concentration d'azote. Il est aussi possible qu'un effet de fertilisation reçu en pépinière ait été encore perceptible au courant de l'expérience. Néanmoins, si l'expérience avait été menée à plus long terme, des différences auraient peut-être été observées. Dans leur étude, Gruber *et al.* (2018), ont observé une plus grande quantité d'azote accumulée dans les aiguilles de *Pinus cembra* suite à trois années de fertilisation azotée et de chauffage du sol. Toutefois, une expérience menée sur *Picea abies*, a aussi démontré une augmentation de la concentration d'azote dans les tissus végétaux après seulement deux années de traitements (Granhus *et al.* 2016). Par contre, dans cette expérience, la fertilisation contenant 14,8% d'azote, sous forme solide était appliquée aussi souvent que possible, avec une dose de 100 g par semis. Il est donc difficile de comparer les résultats avec notre expérience puisque notre fréquence d'application du traitement N n'était pas parfaitement régulière et forte. Timmer (1997) a également noté une augmentation d'azote dans les aiguilles de semis d'EPN après seulement une année de fertilisation. Toutefois, les doses utilisées dans cette expérience étaient importantes. Bien qu'ils représentent les augmentations réelles prévues pour les prochaines années, tout porte à croire que les apports atmosphériques en azote réalisés dans le cadre de notre expérience sont trop faibles pour influencer à la fois les arbres (Dao *et al.* 2015) et les semis (dans le court terme). Pour un semis de conifère, la concentration moyenne d'azote foliaire se situe entre 1,4 et 2,9% (Van den Driessche 1984). Par conséquent, les concentrations en azote que nous avons mesurées pour les SAB et les EPN sont normales. Toutefois, à SIM, les ajouts de N ont été réalisés durant deux années de plus et ce site est plus chaud comparativement à BER, il permet donc un recyclage plus rapide des nutriments du sol et ainsi une meilleure disponibilité en azote. Il aurait donc été possible d'observer des concentrations plus élevées d'azote à SIM. Ce ne fût pas le cas.

4.9 Relation entre les variables étudiées

Le réchauffement du sol entre avril et juillet a permis aux EPN et aux SAB de BER de produire un débourrement plus hâtif des bourgeons. La capacité photosynthétique et le processus de production cellulaire auraient pu être supérieurs également. Ceci aurait alors permis un allongement de la saison de croissance des semis, leur permettant ainsi de produire plus de cellules et d'avoir un impact sur la croissance apicale et les biomasses. L'inverse aurait pu être vrai pour le traitement N en causant un délai dans le développement phénologique des semis. En effet, l'expérience de Bronson *et al.* (2009) a permis d'observer que le débourrement hâtif des bourgeons d'EPN soumis à un traitement de chauffage permettait un allongement de la pousse latérale annuelle, et ce, après la troisième année de chauffage seulement. Aussi, le chauffage du sol a permis l'allongement de la saison de croissance et l'augmentation de la minéralisation de l'azote dans l'expérience de Strömgren et Linder (2002). Les gains en biomasses observés dans la présente étude ont pu être possibles grâce à une plus grande production cellulaire ainsi qu'un épaississement des parois cellulaires. Cet accroissement n'a pas été confirmé au niveau de la croissance en hauteur et en diamètre. Toutefois, il a été démontré dans cette étude que l'augmentation de la température du sol et l'ajout d'azote atmosphérique pouvaient avoir un impact sur le développement phénologique et la biomasse des EPN et des SAB, mais que ces facteurs étaient aussi reliés aux conditions particulières d'un endroit, c'est-à-dire spécifiques aux sites.

4.10 Limites de l'étude

La présente étude porte sur certains aspects seulement des changements climatiques, à savoir l'augmentation des températures et des dépôts d'azote atmosphériques. D'autres facteurs qui sont susceptibles de varier avec les changements climatiques, par exemple, la température de l'air, les concentrations en CO₂ de l'air ainsi que la fréquence et l'intensité des précipitations seront aussi en mesure d'influencer la phénologie, la croissance et la physiologie des espèces étudiées.

Pour les besoins d'un projet de maîtrise, l'expérience a été menée sur deux saisons de croissances. Néanmoins, une étude menée sur une plus longue période permettrait aux plants de s'intégrer dans le milieu et vaincre les effets du choc de plantation, et surtout percevoir les effets à moyen et long termes des traitements appliqués (Stuart Chapin *et al.* 2016). Il serait ainsi plus facile de prédire les effets des changements climatiques sur l'EPN et le SAB en régénération.

Plusieurs éléments ont pu influencer positivement ou négativement les différentes données récoltées sur les semis. Par exemple, le piétinement, lors des prises de données, a pu créer un stress chez les semis et le sol environnant. Par contre, nous pouvons assumer que le piétinement était similaire d'une parcelle à l'autre. Avec la même idée, le choc de plantation a sans aucun doute stressé les semis, mais de façons similaires entre les parcelles. La lumière reçue pour chacun des plants pouvait varier selon leur emplacement dans les sites d'étude. Pour cette raison, la possible corrélation de l'ouverture du couvert végétal et du taux photosynthétique a été vérifiée. Vu l'absence de corrélation, cette variable n'a pas été retenue. La topographie du terrain a pu faire en sorte que certains semis ont pu bénéficier de meilleures conditions au niveau du sol et des apports en eau par rapport à d'autres. Par exemple, les semis situés en haut et à mi-pente étaient exposés à un meilleur drainage par rapport à ceux situés en bas de pente. Aussi, à certains endroits, l'épaisseur du sol pouvait varier dû à la présence de roches et avantager certains semis.

Pour des raisons techniques, le traitement N n'a pu être appliqué exactement comme le proposait le protocole. En effet, le traitement N n'a pas été appliqué à BER en 2015 et 2016.

Finalement, les semis ont été semés au début de la 9^e année du dispositif. Les compositions chimique et microbiologique du sol ont probablement changé depuis (Dijkstra *et al.* 2018; Piquette 2018) et les semis auraient ainsi pu réagir différemment, dépendamment du moment où ils auraient été intégrés dans le dispositif. Il est possible que la minéralisation de l'azote ait été plus importante au début de l'expérience en réponse au réchauffement du sol et que par la suite, la communauté microbienne se soit adaptée aux conditions plus chaudes (Bradford *et al.* 2008; Melillo *et al.* 2011). Au contraire, un

décalage entre l'application des traitements et la réponse du sol pourrait aussi être possible (Piquette 2018).

5 CONCLUSION

Les résultats de cette étude montrent que dans le futur, les espèces résineuses de la forêt boréale en régénération se montreront quelque peu affectées par le réchauffement hâtif du sol et l'augmentation des dépositions azotées dans le court terme. Plus précisément, dans les endroits où la température est plus froide, le réchauffement hâtif du sol pourrait permettre un débourrement phénologique plus hâtif. Aussi, la biomasse forestière pourrait s'accroître avec le réchauffement hâtif du sol dans les endroits les plus chauds, où les caractéristiques du sol le permettent. Les racines pourront particulièrement s'en trouver touchées. La variabilité des résultats obtenus dans cette étude n'a pas permis de déterminer si le gain de biomasse aérienne produit par le réchauffement du sol se traduira par une augmentation de la production de bois.

Cette étude a fait usage de dépôts atmosphériques en azote réalistes qui correspondent aux quantités prévues d'ici 50 ans. Dans les études à venir, il pourrait être intéressant de tester d'autres doses d'azote afin de mieux comprendre la réaction de semis à un changement dans les précipitations reçues. Dans le même ordre d'idée, des hausses de températures du sol différentes pourraient aussi être testées afin de mieux connaître les limites de la plasticité des semis observés dans le cadre de cette étude. Les résultats obtenus auraient pu être différents si l'expérience avait été conduite à moyen ou à plus long terme. Les semis étant sous l'effet d'un choc de plantation lors de notre étude, les effets des traitements ont eu des répercussions très limitées. De plus, beaucoup de facteurs n'ont pas pu être contrôlés dans cette expérience réalisée en forêt et sont susceptibles d'être modifiés avec les changements climatiques. Parmi eux, la température de l'air, la concentration de CO₂ dans l'air, la fréquence et l'intensité des précipitations ainsi que la fréquence des feux et des épidémies d'insectes sont toutes susceptibles d'influencer la phénologie, la croissance et la régénération de la forêt boréale.

Le but de cette étude était d'acquérir des connaissances afin de mieux comprendre les effets des changements climatiques sur la régénération des espèces dominantes de la

forêt boréale, plus spécifiquement par l'ajout de précipitations azotées et le réchauffement du sol. Cette étude s'inscrivait dans un projet visant à mieux prédire les possibilités forestières dans un contexte de changements climatiques. L'intégration des informations acquises durant cette étude permettra d'améliorer les modèles de prévisions de la productivité forestière afin de faire des simulations plus précises, notamment par rapport à l'anticipation du débourrement des bourgeons et au gain de biomasse produit par l'augmentation des températures du sol. De plus, la sensibilité aux variations climatiques par rapport à l'espèce étudiée et aux caractéristiques climatiques ou physiques d'un endroit pourront être pris en considération dans ces prévisions touchant l'industrie forestière. Toutefois, d'autres études plus approfondies seront nécessaires pour tirer des conclusions quant à l'avenir de la croissance, la phénologie et la physiologie du SAB et de l'EPN et, plus généralement, pour en connaître les répercussions sur la possibilité forestière.

RÉFÉRENCES

- Alvarez-Uria P et Körner C. 2007. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 21 : 211-218.
- Balducci L, Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S et Rathgeber CB. 2013. Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. *Tree Physiology*, 33 : 1006-1017.
- Bergh J et Linder S. 1999. Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery in boreal Norway spruce stands. *Global Change Biology*, 5 : 245-253.
- Bradford MA, Davies CA, Frey SD, Maddox TR, Melillo JM, Mohan JE, Reynolds JF, Treseder KK et Wallenstein MD. 2008. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology letters*, 11 : 1316-1327.
- Bronson DR, Gower ST, Tanner M et Van Herk I. 2009. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 15 : 1534-1543.
- Campbell JL, Rustad LE, Boyer EW, Christopher SF, Driscoll CT, Fernandez IJ, Groffman PM, Houle D, Kieckbusch J et Magill AH. 2009. Consequences of climate change for biogeochemical cycling in forests of northeastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 : 264-284.
- Chazdon RL. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in ecological research*, 18 : 1-63.
- Cleve KV, Oechel WC et Hom JL. 1990. Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 : 1530-1535.
- D'Orangeville L, Cote B, Houle D et Morin H. 2013. The effects of throughfall exclusion on xylogenesis of balsam fir. *Tree Physiology*, 33 : 516-526.
- Dao MC, Rossi S, Walsh D, Morin H et Houle D. 2015. A 6-year-long manipulation with soil warming and canopy nitrogen additions does not affect xylem phenology and cell production of mature black spruce. *Frontiers in Plant Science*, 6 : 877.

- De Barba D, Rossi S, Deslauriers A et Morin H. 2015. Effects of soil warming and nitrogen foliar applications on bud burst of black spruce. *Trees*, 30 : 87-97.
- Deslauriers A et Morin H. 2004. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*, 19 : 402-408.
- Dijkstra FA, Carrillo Y, Blumenthal DM, Mueller KE, LeCain DR, Morgan JA, Zelikova TJ, Williams DG, Follett RF et Pendall E. 2018. Elevated CO₂ and water addition enhance nitrogen turnover in grassland plants with implications for temporal stability. *Ecology letters*, 21 : 674-682.
- Duan M et Chang SX. 2017. Nitrogen fertilization improves the growth of lodgepole pine and white spruce seedlings under low salt stress through enhancing photosynthesis and plant nutrition. *Forest Ecology and Management*, 404 : 197-204.
- Frazer GW, Canham C et Lertzman K. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.
- Girardin MP, Bouriaud O, Hogg EH, Kurz W, Zimmermann NE, Metsaranta JM, de Jong R, Frank DC, Esper J, Büntgen U, Guo XJ et Bhatti J. 2016. No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO₂ fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 : E8406-E8414.
- Granhus A, Metslaid M et von Lüpke N. 2016. Effects of nutrient supply on understory *Picea abies* seedling growth in partially cut stands in south-east Norway. *Forestry*, 89 : 182-190.
- Grossnickle S. 1988. Planting stress in newly planted jack pine and white spruce. 1 Factors influencing water uptake. *Tree Physiology*, 4 : 71-83.
- Grossnickle SC. 2005. Importance of root growth in overcoming planting stress. *New Forests*, 30 : 273-294.
- Gruber A, Oberhuber W et Wieser G. 2018. Nitrogen addition and understory removal but not soil warming increased radial growth of pinus cembra at treeline in the Central Austrian Alps. *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Jyske T, Manner M, Mäkinen H, Nöjd P, Peltola H et Repo T. 2012. The effects of artificial soil frost on cambial activity and xylem formation in Norway spruce. *Trees*, 26 : 405-419.

Karst J et Landhäusser SM. 2013. Low soil temperatures increase carbon reserves in *Picea mariana* and *Pinus contorta*. *Annals of Forest Science*, 71 : 371-380.

Körner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of ecology*, 91 : 4-17.

Kostiainen K, Kaakinen S, Saranpää P, Sigurdsson BD, Linder S et Vapaavuori E. 2004. Effect of elevated [CO₂] on stem wood properties of mature Norway spruce grown at different soil nutrient availability. *Global Change Biology*, 10 : 1526-1538.

Loik ME, Still CJ, Huxman TE et Harte J. 2004. In situ photosynthetic freezing tolerance for plants exposed to a global warming manipulation in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *New Phytologist*, 162 : 331-341.

Lugo JB, Deslauriers A et Rossi S. 2012. Duration of xylogenesis in black spruce lengthened between 1950 and 2010. *Annals of Botany*, 110 : 1099-1108.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A et Rossi S. 2010. Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma. *Plant Cell Environ*, 33 : 1721-1730.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S et Houle D. 2012. Increasing nitrogen availability and soil temperature: effects on xylem phenology and anatomy of mature black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 1277-1288.

Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S et Houle D. 2013. Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest: a critical review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2 : 155-189.

Ma Z, Behling S et Ford ED. 2014. The contribution of dynamic changes in photosynthesis to shade tolerance of two conifer species. *Tree Physiology*, 34 : 730-743.

Margolis HA et Brand DG. 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 : 375-390.

Martz F, Vuosku J, Ovaskainen A, Stark S et Rautio P. 2016. The snow must go on: Ground ice encasement, snow compaction and absence of snow differently cause soil hypoxia, CO₂ accumulation and tree seedling damage in boreal forest. *PLoS One*, 11 : e0156620.

Melillo JM, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R et Scott L. 2011. Soil warming, carbon–nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 : 9508-9512.

Messier C et Puttonen P. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 343-354.

Nilsson M-C et Wardle DA. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and Environment*, 3 : 421-428.

Numainville G et Despons M. 2004. Les stades de débourrement des bourgeons foliaires de l'épinette noire. Gouvernement du Québec (Ministère des ressources naturelles, de la Faune et des Parcs - Direction de la recherche forestière), Québec, 23 p.

Omarov RT, Akaba S, Koshiba T et Lips SH. 1999. Aldehyde oxidase in roots, leaves and seeds of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 50 : 63-69.

Piquette J. 2018. Réponse à moyen terme de la minéralisation de l'azote à l'augmentation des dépositions d'azote et de la température du sol en forêt boréale. Université du Québec à Chicoutimi.

Plummer D, Caya D, Frigon A, Côté H, Giguère M, Paquin D, Biner S, Harvey R et De Elia R. 2006. Climate and climate change over North America as simulated by the Canadian RCM. *Journal of Climate*, 19 : 3112-3132.

Pumpanen J, Heinonsalo J, Rasilo T, Villemot J et Ilvesniemi H. 2012. The effects of soil and air temperature on CO₂ exchange and net biomass accumulation in Norway spruce, Scots pine and silver birch seedlings. *Tree Physiology*, 32 : 724-736.

Read DJ, Leake JR et Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1243-1263.

Reich PB, Hobbie SE, Lee T, Ellsworth DS, West JB, Tilman D, Knops JMH, Naeem S et Trost J. 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440 : 922+.

Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T et Carraro V. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152 : 1-12.

- Rossi S, Morin H, Deslauriers A et Plourde P-Y. 2011. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology*, 17 : 614-625.
- Rozas V, DeSoto L et Olano JM. 2009. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist*, 182 : 687-697.
- Ruess RW, Hendrick RL, Burton AJ, Pregitzer KS, Sveinbjornsson B, Allen MF et Maurer GE. 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. *Ecological Monographs*, 73 : 643-662.
- Rustad L, Campbell J, Marion G, Norby R, Mitchell M, Hartley A, Cornelissen J et Gurevitch J. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126 : 543-562.
- Sachs T et Thimann KV. 1967. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. *American Journal of Botany* : 136-144.
- Sager EP et Hutchinson T. 2005. The effects of UV-B, nitrogen fertilization, and springtime warming on sugar maple seedlings and the soil chemistry of two central Ontario forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 2432-2446.
- Strömgren M et Linder S. 2002. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand. *Global Change Biology*, 8 : 1194-1204.
- Stuart Chapin F, Conway AJ, Johnstone JF, Hollingsworth TN et Hollingsworth J. 2016. Absence of net long-term successional facilitation by alder in a boreal Alaska floodplain. *Ecology*, 97 : 2986-2997.
- Sutton RF. 1975. Nutrition and growth of white spruce outplants: enhancement by herbicidal site preparation. *Canadian Journal of Forest Research*, 5 : 217-223.
- Sutton RF. 1992. White spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss): stagnating boreal old-field plantations unresponsive to fertilization and weed control. *The Forestry Chronicle*, 68 : 249-258.
- Thibeault-Martel M, Krause C, Morin H et Rossi S. 2008. Cambial activity and intra-annual xylem formation in roots and stems of *Abies balsamea* and *Picea mariana*. *Annals of Botany*, 102 : 667-674.

Thomas DS, Montagu KD et Conroy JP. 2007. Temperature effects on wood anatomy, wood density, photosynthesis and biomass partitioning of *Eucalyptus grandis* seedlings. *Tree Physiology*, 27 : 251-260.

Timmer VR. 1997. Exponential nutrient loading: a new fertilization technique to improve seedling performance on competitive sites. *New Forests*, 13 : 279-299.

Van den Driessche R. 1984. Soil fertility in forest nurseries. Dans : *Forestry Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings*. Springer, p. 63-74.

Vieira J, Campelo F et Nabais C. 2008. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees*, 23 : 257-265.

Vitousek PM et Howarth RW. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 13 : 87-115.

Way DA et Sage RF. 2008. Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. *Plant Cell Environ*, 31 : 1250-1262.

Wodzicki T. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. *Journal of Experimental Botany*, 22 : 670-687.

Zhang S et Dang Q-L. 2005. Effects of soil temperature and elevated atmospheric CO₂ concentration on gas exchange, in vivo carboxylation and chlorophyll fluorescence in jack pine and white birch seedlings. *Tree Physiology*, 25 : 523-531.

Zhao C et Liu Q. 2008. Growth and photosynthetic responses to two coniferous species experimental warming and nitrogen fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 : 1-11.

Zhou LM, Tucker CJ, Kaufmann RK, Slayback D, Shabanov NV et Myneni RB. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 106 : 20069-20083.

ANNEXE A : Localisation des sites d'étude



Figure 10. Localisation des sites d'étude (SIM : 48°13'N, 71°15'W et BER : 48°515 N, 70°20' W)

ANNEXE B : Date de début et de fin du traitement H

Tableau 11. Date de début et de fin (DOY) du traitement H pour chaque année, depuis la plantation des semis sur le dispositif. Le nombre de jours totaux où le traitement chauffage (H) a été appliqué sont entre parenthèses.

Année	H	
	SIM	BER
2015	105-202 (97)	112-209 (97)
2016	97-201 (104)	111-211 (100)

DOY : Le jour julien de l'année (*Day-Of-Year*).

ANNEXE C : Date de début et de fin du traitement N

Tableau 12. Date de début et de fin (DOY) du traitement N pour chaque année, depuis l'installation du dispositif. Le nombre de jours où le traitement a été appliqué est entre parenthèses.

Année	N	
	SIM	BER
2008	171-252 (12)	179-253 (13)
2009	153-258 (16)	168-259 (14)
2010	151-258 (15)	169-257 (13*)
2011	157-255 (15)	165-250 (13)
2012	170-254 (13)	171-255 (12*)
2013	154-259 (15)	170-260 (12*)
2014	176-259 (13)	177-253 (11*)
2015	173-260 (13)	-
2016	167-259 (14)	-

DOY : Le jour Julien de l'année (*Day-Of-Year*).

* Il a été impossible d'appliquer les traitements d'arrosage durant une semaine en raison de forts vents et/ou de pluie.

ANNEXE D : Concentration des ions présents dans les pluies artificielles

Tableau 13. Concentration des ions présents dans la pluie artificielle (témoin) et le traitement N.

Ion	Témoin ($\mu\text{equiv}\cdot\text{L}^{-1}$)	Traitement N ($\mu\text{equiv}\cdot\text{L}^{-1}$)
Na ⁺	2.24	2.24
Ca ⁺²	5.00	5.00
Mg ⁺²	1.66	1.66
K ⁺	0.76	0.76
H ⁺	16.18	16.18
Cl ⁻	2.24	2.24
SO ₄ ⁻²	23.69	23.69
NH ₄ ⁺	14.93	44.78
NO ₃ ⁻	14.93	44.78

ANNEXE E : Températures journalières de l'air en 2015 et 2016

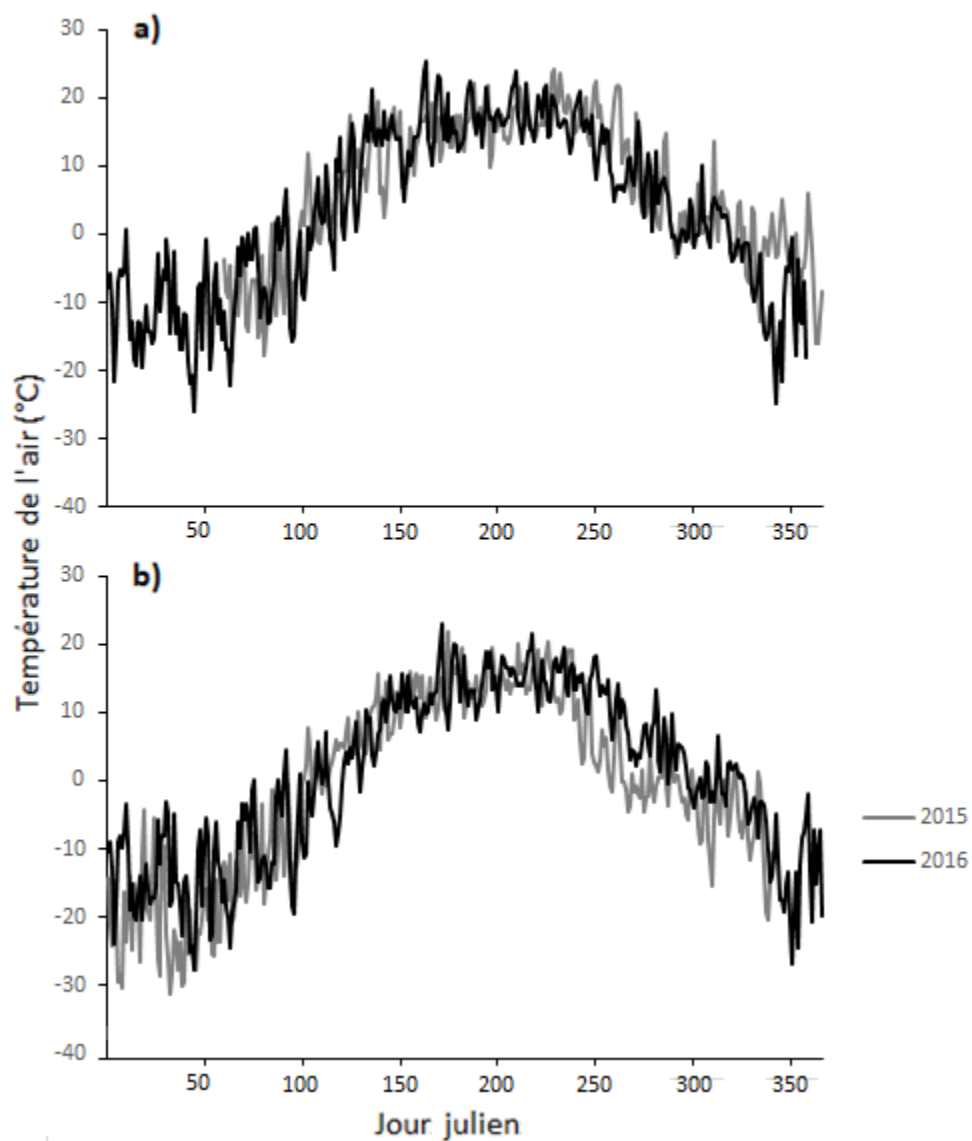


Figure 11. Températures journalières de l'air en 2015 et 2016 à SIM a) et à BER b).

ANNEXE F : Corrélation entre le taux photosynthétique et l'ouverture de la canopée.

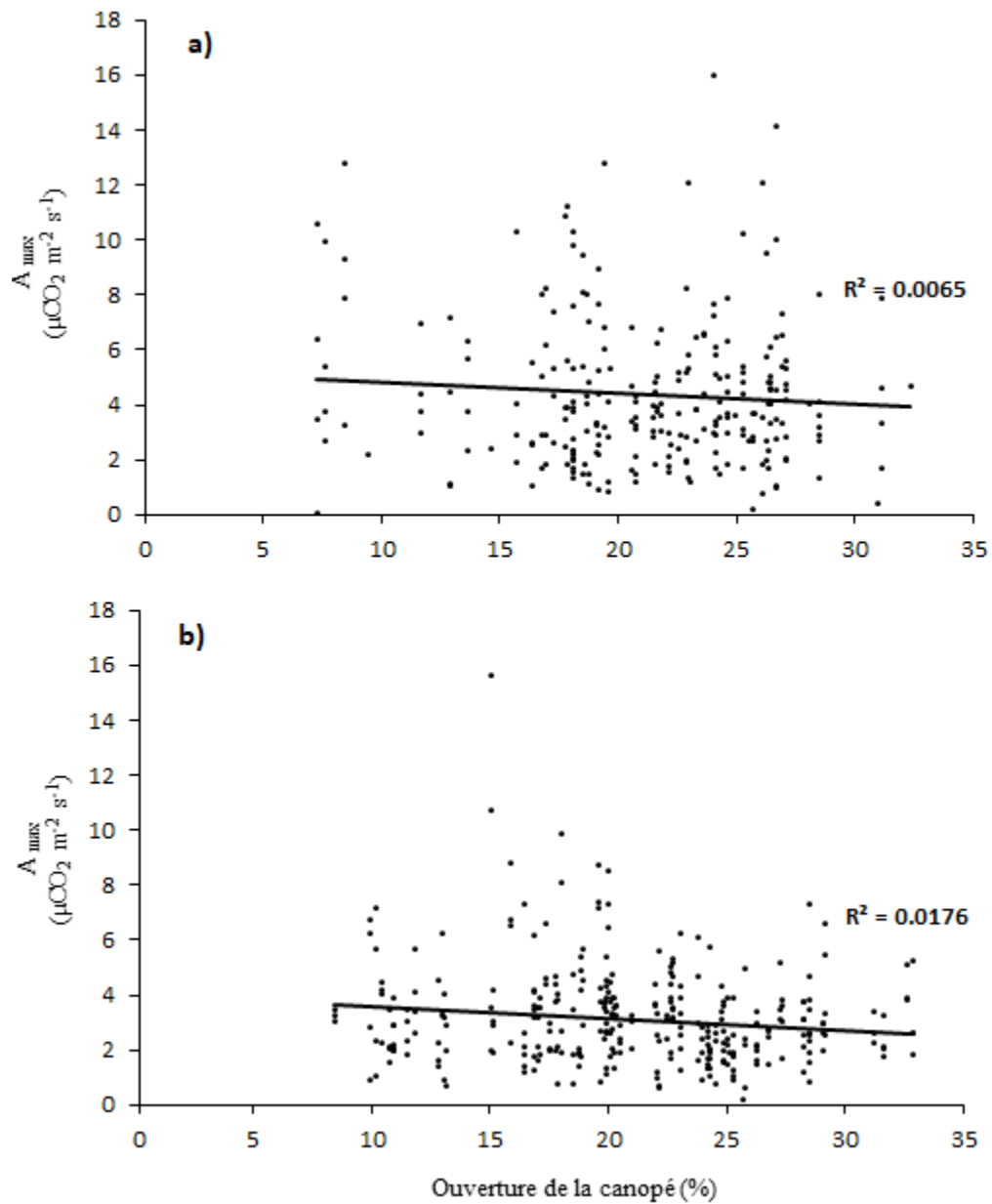


Figure 12. Corrélation entre le taux photosynthétique (A_{max}) et l'ouverture de la canopée à SIM a) et à BER b).

ANNEXE G : Composition chimique des aiguilles des semis

Tableau 14. Composition chimique des aiguilles des semis pour chaque traitement, selon les espèces et les sites d'étude.

	N (g/kg)	P (g/kg)	K (g/kg)	Ca (g/kg)	Mg(g/kg)	Mn (g/kg)	Zn (g/kg)	Al (g/kg)	Fe (g/kg)
SIM									
EPN									
C	13.7±1.5	1.6±0.3	6.1±0.7	7.0±1.3	1.3±0.1	0.5±0.2	0.1±0.1	0.1±0.0	0.2±0.1
H	14.8±1.0	1.7±0.2	6.3±0.6	7.3±1.4	1.4±0.3	0.6±0.3	0.1±0.1	0.2±0.1	0.1±0.1
N	14.5±1.2	1.7±0.2	6.5±0.9	6.6±1.2	1.3±0.1	0.6±0.2	0.1±0.0	0.1±0.1	0.1±0.1
NH	14.4±1.0	1.8±0.6	6.9±0.8	6.4±1.6	1.3±0.2	0.5±0.2	0.1±0.0	0.1±0.1	0.2±0.1
SAB									
C	17.9±2.1	2.3±0.4	7.0±.9	6.0±1.4	1.8±0.4	0.5±0.2	0.1±0.1	0.1±0.0	0.2±0.1
H	17.5±3.1	2.3±0.4	7.1±0.9	6.4±1.2	1.7±0.3	0.5±0.2	0.1±0.0	0.2±0.1	0.2±0.1
N	17.9±2.0	2.3±0.3	7.3±0.9	5.6±1.2	1.7±0.3	0.6±0.2	0.1±0.1	0.2±0.0	0.2±0.1
NH	17.3±1.5	2.2±0.2	7.3±1.1	6.3±1.7	1.9±0.2	0.4±0.1	0.1±0.0	0.1±0.0	0.2±0.2
BER									
EPN									
C	9.5±1.7	1.2±0.3	4.9±1.1	4.8±1.2	1.2±0.2	0.3±0.1	0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0
H	9.8±1.8	1.3±0.2	5.2±1.2	5.2±1.0	1.1±0.2	0.5±0.3	0.0±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
N	9.2±1.5	1.1±0.2	4.8±1.0	4.6±0.8	1.0±0.1	0.3±0.1	0.0±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
NH	10.1±1.7	1.3±0.3	5.5±1.0	5.0±1.4	1.1±0.2	0.4±0.3	0.1±0.1	0.1±0.0	0.1±0.0
SAB									
C	10.8±2.8	1.5±0.3	6.3±1.1	4.6±0.9	1.2±0.2	0.4±0.1	0.1±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
H	12.2±3.3	1.6±0.2	6.2±0.8	4.2±0.8	1.3±0.3	0.3±0.1	0.0±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
N	10.7±2.0	1.5±0.3	6.2±1.0	4.5±0.8	1.2±0.3	0.3±0.2	0.1±0.0	0.1±0.1	0.2±0.1
NH	10.5±1.9	1.5±0.2	6.0±0.7	4.1±0.9	1.1±0.2	0.3±0.2	0.1±0.1	0.1±0.0	0.1±0.0

Remarque : Les données sont représentées par les moyennes ± l'écart-type standard.